UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Análise filogenética e morfológica da subfamília Pangoniinae (Diptera:
Tabanidae), com ênfase na tribo Scionini

Daniel Dias Dornelas do Carmo

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como
parte das exigências para a obtenção do título de
Mestre em Ciências, Área: ENTOMOLOGIA

RIBEIRÃO PRETO -SP

2014

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Análise filogenética e morfológica da subfamília Pangoniinae (Diptera:
Tabanidae), com ênfase na tribo Scionini

Daniel Dias Dornelas do Carmo

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como
parte das exigências para a obtenção do título de
Mestre em Ciências, Área: ENTOMOLOGIA

Orientador: Prof. Dr. Eduardo Andrade Botelho de
Almeida.

Versão corrigida

RIBEIRÃO PRETO -SP

2014

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Ficha Catalográfica:

Carmo, Daniel Dias Dornelas do

Análise Filogenética e Morfológica de Pangoniinae (Diptera:Tabanidae) com Ênfase na Tribo Scionini - Ribeirão Preto, São Paulo, 2014. 104 pp.

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da USP Ribeirão Preto como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências, área: ENTOMOLOGIA.

Orientador: Prof. Doutor Eduardo Andrade Botelho de Almeida

Diptera, Tabanidae, Pangoniinae, Scionini, Sistemática

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Faculdade de Filosofia Ciências e Letras da USP Ribeirão Preto e ao Programa de Pós Graduação em Entomologia, por me dar condições de realizar esse trabalho. Agradeço também ao CNPq e a Fapesp (processo 2011/09477-9) pelo financiamento e apoio sem o qual essa dissertação não seria concluída. Ao meu orientador, o Prof. Eduardo Almeida pelo suporte, pelas sempre tão criativas sugestões que mais de uma vez alteraram os rumos dos trabalhos e pela paciência mesmo com as mais simples dúvidas. Ao meu co-orientador, Prof. Charles Morphy Dias dos Santos, pelas discussões acerca da morfologia de Tabanidae e por primeiro ter me apresentado aos Tabanomorpha. Ao Prof. Dalton de Souza Amorim, agradeço pelo empréstimo de material em álcool e pelo uso do microscópio e instalações de seu laboratório quando necessário. Agradeço ao Tiago Krolow pelas discussões sobre a morfologia e a sistemática de Scionini, assim como pela troca frutífera de material bibliográfico. Ao Doutor Bryan Lessard, agradeço por disponibilizar dados de sua análise. Agradeço à Maria Isabel Proti Balbi pela inestimável ajuda e tutoria na dissecação dos espécimes. Agradeço ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) e ao Smithsonian Institution (NMNH), assim como os respectivos curadores responsáveis pela seção de Diptera, o Professor Doutor Carlos José Einicker Lamas e os Drs. Torsten Dikow e James Pecor. Agradeço à Universidade Federal do Paraná e ao Museu Paraense Emílio Goeldi, em especial aos respectivos responsáveis pela coleção de Diptera, os Professores Cláudio Carvalho e Inocêncio de Souza Gorayeb por terem me recebido com grande gentileza e hospitalidade em seus laboratórios e me permitido estudar os espécimes das coleções. Ao Professor Gorayeb agradeço ainda pela valiosa ajuda na identificação das espécies do gênero *Fidena*. Agradeço aos meus pais, pelo apoio incondicional em todas as minhas decisões. Por fim, agradeço aos colegas da pós graduação em Entomologia e aos participantes do grupo de discussão em sistemática filogenética, em especial Anne Moreira Costa, Caleb Martins, Daércio Lucena, Danilo Ament, Diego Fachin, Diego Porto, Eglelson Alencar, Fábio Quinteiro, Gabriela Pirani, Letícia Pataca e Rafael Moretto pelo companheirismo e pelas tão prolíficas discussões sobre questões científicas em especial envolvendo a taxonomia de insetos, realizadas dentro e fora da Universidade, que sem dúvida acrescentaram muito a minha formação.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
1.1. <i>Biologia de Tabanidae</i>	1
1.2. <i>As relações filogenéticas de Tabanidae</i>	1
2. MÉTODOS	4
2.1. <i>Estudo morfológico comparativo</i>	4
2.2. <i>Análises Filogenéticas</i>	4
3. UMA HIPÓTESE FILOGENÉTICA PARA SCIONINI	10
3.1. <i>Lista de caracteres</i>	10
3.2. <i>Resultados Filogenéticos</i>	46
3.2.1 <i>Análise Cladística com Pesagem Igual das Transformações de Caracteres</i>	45
3.2.2. <i>Análise Cladística com Pesagem Implícita das Transformações de Caracteres</i>	50
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS: A IMPORTÂNCIA DESSOS RESULTADOS PARA A CLASSIFICAÇÃO DE PANGONIINAE	54
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59
6. ANEXO: HEAD MORPHOLOGY OF PANGONIINAE (DIPTERA: TABANIDAE) WITH EMPHASIS ON THE TRIBE SCIONINI	62

Lista de Abreviações

Cabeça:

ar	arista
cal	calo
clp	clípeo
gn	gena
lbr	labro

lbl	labela
ped	pedicelo
plp	palpo
scp	escapo
subcal	subcalo
vrt	vertex

Asa:

A	veia anal
C	veia costal
CuA	veia cubital-anal

M	veia medial
R	veia radial
SC	veia subcostal

Terminália feminina:

ce	cerco
gf	gonófises
spm	espermateca

T9	tergito 9
T10	tergito 10

Terminália masculina:

ap gc	apódema gonocoxal
ap ej lat	apódema ejaculatório lateral
ee	extensões endofálicas

gc	gonocóxito
gs	gonóstilo
par ap	apódema parameral

Lista de Tabelas e Quadros

Quadro 1: Material examinado	5
Tabela 1: Matriz de caracteres	9

Lista de Figuras

Figura 1: Relações entre as subfamílias de Tabanidae, reproduzido de Mackerras (1954). Nesta figura, o autor utilizou o nome “Chrysopinae” para se referir a uma das subfamílias, entretanto para se resolver o caso de homonímia existente com os nomes de família de Chrysopidae (Hexapoda: Neuroptera), a subfamília passou a ser denominada Chrysopsinae. **2**

Figura 2: Cabeças de Tabanidae, vista anterior. A. Tabaninae, *Acanthocera anacantha* Lutz & Neiva, 1915. B. Chrysopsinae, *Chrysops geminatus* Wiedemann, 1828. C. Pangoniinae, *Esenbeckia illota* Williston, 1901. D. Pangoniinae, *Scaptia rufa* Macquart, 1838 **11**

Figura 3: Cabeças de Tabanidae, vista lateral. A – *Fidena flavicrinis* Lutz, 1909. B. *Pityocera festai* Giglio-Tos, 1896. C. *Scione aurulans* Wiedemann, 1830. **13**

Figura 4: Cabeça *Philoliche varipes* Ricardo, 1911, vista lateral. **14**

Figura 5: Cabeça *Caenopangonia hirtipalpis* Bigot, 1892. A. vista lateral.

B. vista anterior. **15**

Figura 6: Cabeças de Tabanidae, vista lateral. A. *Stonemyia tranquilla* Osten Sacken, 1875. B. *Poeciloderas quadripunctatus* Fabricius, 1805. C. *Chrysops geminatus* Wiedemann, 1828. D. *Goniops chrysocoma* Osten Sacken, 1875. **17**

Figura 7: Asas. A – C. Rhagionidae. D – Athericidae. A. *Atherimorpha lamasi* Santos 2005. B. *Sierramyia caligatus* Santos 2006. C. *Rhagio mystaceus* Macquart 1840. D. *Atherix variegata* Walker 1848. **18**

Figura 8: Asas de Tabanidae. A. *Acanthocera anacantha* Lutz & Neiva, 1915. B. *Acanthocera tenuicornis* Lutz, 1915. C. *Chrysops delicatulus* Osten Sacken, 1875. D. *Chrysops geminatus* Wiedemann, 1828. E. *Goniops chrysocoma* Osten Sacken, 1875. F. *Scione aurulans* Wiedemann, 1830. G. *Scione brevisiriga* Enderlein, 1925. H.

Scione fulva Ricardo, 1902. **19**

Figura 9: Asas de Tabanidae. A. *Scaptia lata* Guérin-Meneville, 1835. B. *Scaptia rubriventris*. C. *Scaptia rufa* Macquart, 1838. D. *Fidena flavicrinis* Lutz, 1909. E. *Fidena fumifera* Walker, 1854. F. *Fidena fusca* Thunberg, 1827. G. *Fidena leonina* Lutz, 1909. H. *Pityocera cervus* Wiedemann, 1828. **22**

Figura 10: Asas de Tabanidae. A. *Pityocera* sp. B. *Pityocera festai* Giglio-Tos, 1896. C. *Esenbeckia esenbeckii* Wiedemann, 1830. D. *Esenbeckia fuscipennis* Lutz, 1909. E. *Esenbeckia illota* Williston, 1901. F. *Philoliche flavipes* Macquart, 1838. G. *Philoliche rubramarginata* Macquart, 1855. H. *Philoliche varipes* Ricardo, 1911. **24**

Figura 11: Asas de Tabanidae. A. *Caenopangonia brevirostris* Philippi, 1865. B. *Caenopangonia hirtipalpis* Bigot, 1892. C. *Stonemyia tranquilla* Osten Sacken, 1875. D. *Stonemyia rasa* Loew, 1869. E. *Protodasyapha* sp.

F. *Scepsis nivalis* Walker, 1850. **25**

Figura 12: Terminália feminina. A. Rhagionidae, *Atherimorpha lamasi* Santos, 2005. B. Athericidae, *Suragina* sp. C. Tabanidae, *Chrysops geminatus* Wiedemann, 1828, dorsal. D. Tabanidae, *Chrysops geminatus*, ventral. **28**

Figura 13: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Chrysops delicatulus* Osten Sacken, 1875, dorsal. B. *Chrysops delicatulus*, ventral. C. *Poeciloderas* sp., dorsal. D. *Poeciloderas* sp., ventral. **29**

Figura 14: Terminália feminina. A. *Acanthocera anacantha* Lutz & Neiva, 1915, dorsal. B. *Acanthocera anacantha*, ventral. C. *Acanthocera tenuicornis* Lutz, 1915, dorsal. D. *Acanthocera tenuicornis*, ventral. **30**

Figura 15: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Esenbeckia fuscipennis* Lutz, 1909, dorsal. B. *Esenbeckia fuscipennis*, ventral. C. *Esenbeckia esenbeckii*, dorsal. D. *Esenbeckia esenbeckii* Wiedemann, 1830, ventral. **31**

Figura 16: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Stonemyia tranquilla* Osten Sacken, 1875, ventral. B. *Protodasyapha* sp., ventral. C. *Caenopangonia brevirostris* Philippi, 1865, ventral. D. *Scaptia rufa* Macquart, 1838, ventral. **32**

Figura 17: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Scaptia rubriventris* Kroeber, 1830, ventral. B. *Fidena flavicrinis* Lutz, 1909, ventral. C. *Fidena fumifera* Walker, 1854, ventral. D. *Fidena leonina* Lutz, 1909, ventral. **33**

Figura 18: Terminália feminina de Tabanidae: A. *Philoliche flavipes* Macquart, 1838, dorsal. B. *Philoliche flavipes*, ventral. C. *Philoliche varipes* Ricardo, 1911, dorsal. D. *Philoliche varipes*, ventral. **34**

Figura 19: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Scione aurulans* Wiedemann, 1830, ventral. B. *Scione brevistriga* Enderlein, 1925, ventral. C. *Scione fulva* Ricardo, 1902, ventral. **35**

Figura 20: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Pityocera festai* Giglio-Tos, 1896, ventral. B. *Pityocera* sp., ventral. **36**

Figura 21: Terminália masculina de Rhagionidae. A. *Sierramyia nagatomii* Santos, 2006, hipogígio. B. *Sierramyia nagatomii*, epândrio. C. *Rhagio mystaceus*, hipogígio. D. *Rhagio mystaceus* Macquart, 1840, epândrio. **37**

Figura 22: Terminália masculina. A, B. Athericidae. A. *Atherix variegata*, hipogígio. B. *Atherix variegata* Walker, 1848, epândrio. C, D. Tabanidae. C. *Acanthocera tenuicornis* Lutz, 1915, hipogígio. D. *Acanthocera tenuicornis*, epândrio. **38**

Figura 23: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Poeciloderas quadripunctatus* Fabricius, 1805, hipogígio. B. *Poeciloderas quadripunctatus*, epândrio. C. *Protodasyapha* sp., hipogígio. D. *Protodasyapha* sp., epândrio. **39**

Figura 24: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Stonemyia rasa* Loew, 1869, hipogígio. B. *Stonemyia rasa*, epândrio. C. *Stonemyia tranquilla* Osten Sacken, 1875, hipogígio. D. *Stonemyia tranquilla*, epândrio. **40**

Figura 25: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Esenbeckia esenbeckii* Wiedemann, 1830, hipogígio. B. *Esenbeckia esenbeckii*, epândrio. C. *Esenbeckia fuscipennis* Lutz, 1909, hipogígio. D. *Esenbeckia fuscipennis*, epândrio. **41**

Figura 26: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Philoliche flavipes* Macquart, 1838, hipogígio. B. *Philoliche flavipes*, epândrio. C. *Philoliche varipes* Ricardo, 1911, hipogígio. D. *Philoliche varipes*, epândrio. **42**

Figura 27: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Goniops chrysocoma* Osten Sacken, 1875, hipogígio. B. *Goniops chrysocoma*, epândrio. C. *Caenopangonia hirtipalpis* Bigot, 1892, hipogígio. D. *Caenopangonia hirtipalpis*, epândrio. **43**

Figura 28: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Fidena fusca* Thunberg, 1827, hipogígio. B. *Fidena fusca*, epândrio. C. *Scaptia molesta* Wiedemann, 1828, hipogígio. D. *Scaptia molesta*, epândrio. **44**

Figura 29: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Pityocera cervus* Wiedemann, 1828, hipogígio. B. *Pityocera cervus*, epândrio. C. *Pityocera* sp., hipogígio. D. *Pityocera* sp., epândrio. **45**

Figura 30: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Scione fulva* Ricardo, 1902, hipogígio. B. *Scione fulva*, epândrio. C. *Scepsis nivalis*, hipogígio.

D. *Scepsis nivalis* Walker, 1850, epândrio. **46**

Figura 31, Consenso estrito dos quatro cladogramas igualmente mais parcimoniosos obtidos por análise com pesagem igual dos caracteres. Os círculos brancos representam transformações com algum grau de homoplasia (surgimentos múltiplos de estados ou reversões), enquanto os círculos pretos são transformações inequívocas e não contraditas. As letras maiúsculas à esquerda do cladograma indicam clados de interesse para a discussão filogenética; os clados definidos desta forma são aqueles contendo todos os descendentes do nó à direita de cada uma das letras. O número abaixo dos círculos representa o estado de cada caráter. O Clado B representa Tabanidae, enquanto os Clados D e E, a subfamília Panogiinae. L = 137, RI = 72, CI = 37. **49**

Figura 32. Árvore mais parcimoniosa obtida a partir de análise com pesagem implícita, com valor de k = 6. Os círculos brancos representam transformações com algum grau de homoplasia (surgimentos múltiplos de estados ou reversões), enquanto os círculos pretos são transformações inequívocas e não contraditas. As letras maiúsculas à esquerda do cladograma indicam clados de interesse para a discussão filogenética; os clados definidos desta forma são aqueles contendo todos os descendentes do nó à direita de cada uma das letras. O Clado B representa Tabanidae, enquanto o Clado D, a subfamília Panogiinae. O número abaixo dos círculos representa o estado de cada caráter. L = 147, RI = 72, CI = 37 **52**

Figura 33. Consenso obtido a partir de duas árvores igualmente parcimoniosas, obtidas por análise de pesagem implícita, com valor de k = 10. Os círculos brancos representam transformações com algum grau de homoplasia (surgimentos múltiplos de estados ou reversões), enquanto os círculos pretos são transformações inequívocas e não contraditas. As letras maiúsculas à esquerda do cladograma indicam clados de interesse para a discussão filogenética; os clados definidos desta forma são aqueles contendo todos os descendentes do nó à direita de cada uma das letras. O Clado B representa Tabanidae, enquanto o Clado D, a subfamília Panogiinae. O número abaixo dos círculos representa o estado de cada caráter. L=147, RI=72, CI=37. **53**

Figura 34: Resumo das relações filogenéticas em Tabanidae. Todas as subfamílias são mostradas como monofiléticas, com exceção de Pangoniinae, uma vez que o gênero *Goniops* posiciona-se como grupo irmão dos demais Tabanidae. Os três seguintes gêneros de Pangoniinae não são recuperados como grupos naturais: *Fidena*, *Scaptia* e *Stonemyia* **56**

RESUMO

Tabanidae (Diptera: Brachycera), a maior família da infraordem Tabanomorpha, possui aproximadamente 4500 espécies válidas, que se distribuem por todas as regiões biogeográficas, com exceção da Antártica. São insetos cujo tamanho varia de quatro a trinta mm. As fêmeas são hematófagas, e os machos visitam flores. A classificação de Tabanidae constitui um problema histórico, e apesar de um número grande de autores ter abordado o problema, poucos são os trabalhos que trataram do grupo dentro de uma perspectiva filogenética. Nesse contexto, este trabalho, junto com Lessard *et al.* (2013 *Molec. Phylog. Evol.* 68: 516–540), são os primeiros tratados envolvendo a classificação da Tribo Scionini (Tabanidae: Pangoniinae) utilizando análises filogenéticas. Para o presente estudo, foram levantados caracteres da cabeça, asa e terminálias feminina e masculina dos espécimes analisados e esses caracteres foram compilados em uma matriz de 37 táxons por 44 caracteres. A matriz foi analisada com o auxílio do programa TNT. Desta análise foram obtidos quatro cladogramas igualmente parcimoniosos, sobre os quais foi utilizado o consenso estrito. No cladograma de consenso, duas subfamílias de Tabanidae são mostradas como grupos naturais (Tabaninae e Chrysopsinae), enquanto a monofilia de Pangoniinae permaneceu não resolvida na análise com pesos iguais. Quando utilizada pesagem implícita, todas as três famílias são mostradas como monofiléticas. Os Scionini se mostraram um grupo merofilético, assim como dois de seus gêneros, *Scaptia* e *Fidena*. A partir dos resultados aqui obtidos, é indicada a necessidade para a reformulação futura da delimitação dos Scionini, bem como é apontada a necessidade de revisão de alguns gêneros que compõem a subfamília Pangoniinae.

Palavras-chave: América do Sul, cladística, mutuca, Neotropical, sistemática, taxonomia.

ABSTRACT

Tabanidae (Diptera: Brachycera), the most speciose family within the infraorder Tabanomorpha, comprises approximately 4500 valid species, distributed through all the biogeographical regions, except Antarctica. These insects range in length from four to thirty millimeters. Females are hematophagous and males visit flowers. The classification of Tabanidae constitutes an historical problem and, despite the fact that a great number of authors had addressed the problem, few are the works that treated the group from a phylogenetic perspective. In this context, this work, together with Lessard *et al.* (2013 Molec. Phylog. Evol. 68:526-540), are the first treatises dealing with the classification of the tribe Scionini (Tabanidae: Pangoniinae) based on a phylogenetic analysis. In the present work, characters from head, wing and both female and male terminalia were coded into a matrix of 37 taxa by 44 characters. The matrix was analyzed with the software TNT. From this analysis four equally parsimonious cladograms were obtained, over which the strict consensus was calculated. In the consensus cladogram, two subfamilies of Tabanidae are shown as natural groups (Tabaninae and Chrysopsinae), whereas the monophyly of Pangoniinae was not recovered with equal weights parsimony. When implied weighting was used however, all the three subfamilies are shown to be monophyletic groups. The Scionini were shown as merophyletic, as did two of its genera, *Scaptia* and *Fidena*. From the results herein obtained, it is indicated the need for the re-delimitation of Scionini. It is also argued that revisions of some genera comprised within Pangoniinae are urgent for achievement of improved taxonomic stability in this subfamily.

Keywords: Cladistics, horse flies, Neotropical, South America, systematics. taxonomy.

1. INTRODUÇÃO

1.1. *Biologia de Tabanidae*

Tabanidae é uma família composta por espécies de moscas de tamanho médio a grande (6–30 mm) e suas cerca de 4450 espécies válidas (Pape & Thompson, 2010) podem ser encontradas em todas as regiões biogeográficas exceto a Antártica. Em português, o nome popular mais comumente atribuído às moscas de Tabanidae é "mutuca".

A maioria das fêmeas de tabanídeos é hematófaga, as quais atacam um grande número de vertebrados incluindo a espécie humana. Muitos ainda são polinizadores, pois os machos são visitantes florais (Pechuman & Tuskey, 1989; Mackerras *et al.*, 2008; Morita, 2008). Nas espécies hematófagas o sangue dos hospedeiros vertebrados é utilizado para a nutrição dos ovos, de forma que somente fêmeas recorrem a essa fonte de nutrientes. Os machos por sua vez exploram outras fontes de alimento, não raramente visitando flores (Pechuman & Tuskey, 1989). As larvas de mutucas são predadores vorazes e atacam qualquer animal que sejam capazes de subjugar (Burger, 2009).

Do ponto de vista antrópico, os tabanídeos apresentam grande importância econômica e médica. Alguns são vetores de doenças causadas por bactérias, vírus e protozoários, parasitando humanos e outros vertebrados. Exemplos de enfermidades, potencialmente transmitidas por tabanídeos são a febre *Loa loa*, na África, a tularemia e o antrax—apesar de possuírem uma importância menor na epidemiologia deste último (Pechuman & Teskey, 1989; Mullens, 2009). Existe também a suspeita de que um tabanídeo possa ter sido o vetor responsável pelo surto da 'doença de Lyme' em 1980 nos Estados Unidos (Mullens, 2009). No Brasil, na região do Pantanal, esses insetos foram identificados como vetores de tripanossomíases (*Trypanossoma evasi* e *Trypanossoma vivax*) e anemia infecciosa equina (Barros *et al.*, 2003).

1.2. *As relações filogenéticas de Tabanidae*

A monofilia de Tabanidae é bem estabelecida na literatura, mas suas relações filogenéticas internas constituem um problema histórico. Tabanidae é uma das famílias que compõe a infraordem Tabanomorpha, junto com Vermileonidae, Rhagionidae, Athericidae, Pelechorhynchidae, Austroleptidae e Oreoleptidae (Zloty *et al.*, 2005). Existem divergências na literatura quanto às famílias que compõe a infraordem, de forma que para alguns autores, *Pelechorhynchus* e *Glutops* (Pelecorhynchidae) são

considerados como gêneros dentro de Rhagionidae (*e.g.*, Santos, 2008). Outros autores ainda consideram os Vermileonidae como uma infraordem a parte: os Vermileonomorpha (Griffits, 1994; Wiegmann *et al.*, 2011). Dentre as famílias listadas, Athericidae é considerado o grupo irmão de Tabanidae, hipótese esta suportada por evidências morfológicas e moleculares (Yeates 2002; Santos 2008; Wiegmann *et al.*, 2011).

Oldroyd (1949) chegou a descrever as relações dentro de Tabaninae como "caóticas". Lutz (1913) dividiu Tabanidae em duas famílias, Opisthacantae e Opistanoplae, de acordo com a presença de esporões tibiais. Essas famílias foram ainda subdivididas em duas (Pangoniinae e Chrysopinae) e três subfamílias (Diachlorcinae, Lepidoselaginae e Tabaninae) respectivamente (Lutz, 1913). Mackerras (1954) propôs a classificação de Tabanidae em quatro subfamílias: Chrysopsinae, Tabaninae, Scepsidinae e Pangoniinae (Fig. 1). Apesar de não ter sido apresentado dentro de um contexto filogenético, essa hipótese ainda é amplamente aceita, apesar dos Scepsidinae serem posicionados como uma tribo dentro de Pangoniinae por alguns autores (*e.g.*, Pechuman & Tuskey, 1989; Burger, 2009; Cóscaron & Papavero, 2009).

Figura 1. Relações entre as subfamílias de Tabanidae, reproduzido de Mackerras (1954). Nesta figura, o autor utilizou o nome "Chrysopinae" para se referir a uma das subfamílias, entretanto para se resolver o caso de homonímia existente com os nomes de família de Chrysopidae (Hexapoda: Neuroptera), a subfamília passou a ser denominada Chrysopsinae.

Os poucos trabalhos recentes sobre as relações filogenéticas de Tabanidae corroboram a monofilia de três das quatro subfamílias (*e.g.*, Morita, 2008; Bayless, 2012; Lessard *et al.*, 2013), propostas por Mackerras.

Pangoniinae é uma subfamília de Tabanidae que se subdivide nas seguintes cinco tribos: Pangoniini, Mycteromyiini, Philolichini, Scepsini e Scionini (Cóscaron & Papavero, 2009). Tabanidae como um todo carece de estudos filogenéticos tanto no nível de subfamílias, como em níveis menos abrangentes, como tribos e gêneros. Apesar

de os poucos trabalhos filogenéticos feitos para a família até então, indicarem a monofilia das subfamílias e de algumas das tribos, todos esses trabalhos tiveram o foco em determinada tribo ou subfamília, de forma que a amostragem utilizada tem sido grandemente inadequada para responder questões acerca das relações entre grandes grupos de Tabanidae (*e.g.*, Morita, 2008; Lessard *et al.*, 2013). Dentro de Pangoniinae os Scionini foram o primeiro grupo a ser analisado sob o escrutínio filogenético, primeiro no trabalho de Lessard e colaboradores (2013) e agora, no presente trabalho.

Scionini é a tribo de Pangoniinae que recebeu atenção especial neste estudo, sendo composta por 277 espécies válidas, as quais são classificadas em seis gêneros. Quatro deles são exclusivamente neotropicais (*Caenopangonia* Kroeber, 1930; *Fidena* Walker, 1850; *Pityocera* Giglio-Tos, 1896; *Scione* Walker, 1950), um está presente nas Regiões Neotropical e Australiana (*Scaptia* Walker, 1850) e o último, *Goniops* Aldrich, 1892, é exclusivo da Região Neártica (Fairchild, 1969; Pape & Thomson, 2010). São raros os trabalhos que se propõem a revisar a morfologia dos gêneros de Scionini, e os poucos existentes se limitam somente a subgêneros ou a um conjunto limitado de espécies (*e.g.* Iide, 1989; Cóscaron, 2003).

Lessard *et al.* (2013) são responsáveis pela única análise filogenética publicada para os Scionini. Para tanto, os autores utilizaram dados moleculares provenientes de cinco genes (dois locos mitocondriais: COI, COII; três locos nucleares: 28S rRNA, AATS, CAD), amostrados para cinco dos seis gêneros de Scionini. De acordo com os resultados de Lessard *et al.* (2013), todas as tribos de Pangoniinae foram suportadas como monofiléticas.

Nesse contexto, este trabalho encontra-se dividido em duas partes. A primeira, o cerne da dissertação, aborda as relações filogenéticas de Pangoniinae utilizando caracteres morfológicos e tem como objetivo averiguar a monofilia de Scionini, bem como as relações da tribo com os demais Pangoniinae. Na segunda parte (Anexo) é apresentada uma revisão crítica sobre a morfologia do tagma cefálico da subfamília, com ênfase nos Scionini. Caracteres importantes para identificação dos gêneros e com possível sinal filogenético são destacados e estruturas previamente não descritas, provenientes da morfologia interna e observados utilizando eletromicrografias são tratados. O presente trabalho constitui a primeira análise filogenética formal de Scionini que se baseia em uma amostragem ampla de caracteres morfológicos.

2. MÉTODOS

2.1. *Estudo Morfológico comparativo*

A terminologia utilizada nas atividades desenvolvidas segue aquelas propostas por McAlpine (1989) e Coscarón & Papavero (2009). As terminálias dos tabanídeos incluídos na análise foram diafanizadas com KOH, à temperatura de 60 °C e depositadas em glicerina. As terminálias de Tabanidae encontram-se telescopadas no interior do abdômen, de forma que a genitália teve de ser evertida manualmente, durante a dissecação dos espécimes. Para a observação no microscópio as terminálias foram observadas em lâmina escavada com glicerina.

A cabeça, o tórax, e as terminálias dissecadas, foram examinados com o auxílio de lupa e microscópio. Os espécimes foram ilustrados e comparados entre si, a fim de se realizar o levantamento de caracteres.

2.2. *Análises Filogenéticas.*

Os caracteres foram levantados a partir da observação direta da cabeça, asa e terminália dos espécimes analisados. Para tanto foram utilizadas 38 espécies, com representantes de Tabanidae, Athericidae e Rhagionidae. Foram analisadas 25 espécies de Pangoniinae, com representantes de quatro das cinco tribos atualmente aceitas. Destas, 17 espécies integrantes da tribo Scionini representando todos os gêneros atualmente reconhecidos, sendo incluídas a única espécie de *Goniops*, duas das três espécies de *Caenopangonia* e quatro espécies de *Fidena* e *Scaptia*, além de três espécies de *Scione* e *Pityocera*. Como grupos externos a Pangoniinae, foram amostrados cinco espécies da subfamília Tabaninae, duas espécies de Chrisopsinae além de três espécies de Rhagionidae e uma de Athericidae. Uma lista dos espécimes analisados pode ser vista no Quadro 1.

Uma vez levantados os caracteres, foi construída uma matriz de 37 táxons por 44 caracteres (Tabela 1) com o auxílio do software Winclada (Nixon, 2002). A matriz de caracteres foi analisada no software TNT (Goloboff *et al.*, 2008). A análise da matriz foi feita a partir de busca heurística, com 1000 réplicas e 100 árvores retidas por vez. Sobre as árvores mais parcimoniosas obtidas, foi utilizado o consenso estrito. Os caracteres foram analisados com pesos iguais, assim como com valores de k variando de 3 a 30.

As árvores foram enraizadas entre os Atherimorpha e os demais táxons amostrados, por se tratar da divergência mais antiga entre os táxons amostrados (Santos, 2008; Wiegmann, *et al.*, 2011), conforme recomendação de Nixon & Carpenter (1993).

Quadro 1. Material examinado.

Athericidae:
<i>Atherix variegata</i> (Walker, 1848). ♂. Collection J.M. Aldrich. H.G. Dyag collector. BigmTimber Mont. July 14 1917 [MZUSP].
<i>Suragina</i> sp. ♀. Mazandaran Prov. 9-12-VI-1964 John Neal, IRAN, Camp 23, 150 km. W. of Bojnurd [MZUSP].
<i>Atherix variegata</i> (Walker, 1848). ♂. Collection J.M. Aldrich. H.G. Dyag collector. Big Timber Mont. July 14 1917 [MZUSP].
Rhagionidae:
<i>Atherimorpha lamasi</i> Santos, 2005. Parátipo. ♂. Est. do Rio, Itatiaia, Maromba, 8-1946 [MZUSP].
<i>Atherimorpha lamasi</i> Santos, 2005. Parátipo. ♀. BR/MG/Sapucaí-Mirim. Cidade Azul – 1400m. 6 SET 1953 – Trav. F. Pd. Pereira & Medeiros [MZUSP].
<i>Sierramyia caligatus</i> (Santos, 2006). Parátipo. ♂. MEXICO, Reserva El Triunfo, Sendero Mono, Jaltenango, 6840m, 15° 39'N 92° 48'W, 19-22/VII/1997, Malaise trap, A. González col. [MZFC]
<i>Rhagio mystaceus</i> (Macquart, 1840). ♂. Det. H.J. Teskey. Duncan Lake, Nr. Rupert. June, 12, 1969. J.F.McAlpine [MZUSP].
Tabanidae: Chrysopsinae: Chrysopsini::
<i>Chrysops geminatus</i> (Wiedemann, 1828). ♀ Babylon.L.I. .N.Y VI-29 1937. Blenton & Borders. Det. L.L Schuman [MZUSP]
<i>Chrysops delicatulus</i> (Osten Sacken, 1875). ♀ Babylon.L.I. .N.Y. VII-9 1936 Blenton & Borders [MZUSP]
Tabanidae: Pangoniinae: Pangoniini:
<i>Esenbeckia esenbeckii</i> (Wiedemann, 1830). ♀.21-VI-1938. [MZUSP]
<i>Esenbeckia esenbeckii</i> (Wiedemann, 1830). ♂.Rio Grande do Sul N. Wiistbg. 19.141. Fischer det. 24. [MZUSP]
<i>Esenbeckia fuscipennis</i> var. <i>flavescens</i> (Wiedemann, 1828) ♀. São Paulo. I-11[MZUSP]
<i>Esenbeckia fuscipennis</i> var. <i>flavescens</i> (Wiedemann, 1828). ♂.Itatiaia, 1000 m da Est.

do Rio. 5.II.1927. km 4. J.F. Zikan. [MZUSP]
<i>Esenbeckia illota</i> (Williston, 1901). ♀. Mar de Hespanha E. Minas-Brasil. 7.III.1911. J.F. Zikán. [MZUSP].
<i>Esenbeckia illota</i> (Williston, 1901). ♂. Mar de Hespanha E. Minas-Brasil. 6.III.1911. J.F.Zikán [MZUSP].
<i>Protodasyapha</i> sp. ♀. Rio Maipo, Santiago, Chile. XII, 1969. L.E.Peña col. [MZUSP].
<i>Protodasyapha</i> sp. ♂. Termas, Tolhuaca, Chile. 20.I.1950. L.E. Peña col. [MZUSP].
<i>Stonemyia rasa</i> (Loew, 1869). ♂. Det. H.J. Teskey. Lot 16-Conc. 1, Charlotteville, Twp. Norfolk Co. ONT., 8.VIII.72, D.M.Wood [MZUSP].
<i>Stonemyia tranquilla</i> (Osten Sacken, 1875). ♀. Great Smoky Mt. N.P., N.C. Tenn. 8 VII- 1957. W.R.M. Mason. Indian Gap, 5200 [MZUSP].
<i>Stonemyia tranquilla</i> (Osten Sacken, 1875). ♂. Det. H.J. Teskey. Chamcook Hill. Summit. 637'. Chamcook, N.B. 13. VII. 1965. G.E. Shewell. [MZUSP].
Tabanidae: Pangoniinae: Philolichini:
<i>Philoliche flavipes</i> (Macquart, 1838). ♀. USAfrica McGongh-Skinner '49 No 2. NMNH.
<i>Philoliche flavipes</i> (Macquart, 1838). ♂. USAfrica McGongh-Skinner '49 No 2. NMNH.
<i>Philoliche varipes</i> (Ricardo, 1911). ♀.
<i>Philoliche varipes</i> (Ricardo, 1911). ♂. India. Col. J.M. Aldrich. NMNH.
<i>Philoliche rubramarginata</i> (Macquart, 1855). ♀. Caffraria. Riksmuseum Stockholm. NMNH
Tabanidae: Pangoniinae: Scepsini:
<i>Scepsis nivalis</i> (Walker, 1850). ♀. S. Paulo V – 58 Itanhaem. J. Lane, Coll. J. Lane Det. [MZUSP]
Tabanidae: Pangoniinae: Scionini:
<i>Caenopangonyia hirtipalpis</i> (Bigot, 1892). ♀. Lãs Trancas, Cord. Chillán. II 1969 Chile. L. E. Peña col. Det. Cóscaron, 1976. [MZUSP]
<i>Caenopangonyia brevirostris</i> (Philip, 1865). ♂. Pucatrihue, Osorno Chile. I. 1970 L. E. Peña col. Det.Cóscaron, 1976. [MZUSP]
<i>Fidena flavicrinis</i> (Lutz, 1909). ♀. Est. S. Paulo. P. Freitas Coletor. III – 945 [MZUSP]

<i>Fidena freemani</i> (Barreto, 1957). ♀. Estreito – Araguaiana. Goiás, Brazil. III – 1965. L.Gomes [MZUSP]
<i>Fidena fusca</i> (Thunberg, 1827). ♀. S. Paulo. III.44. J. Lane col. Barreto, det.
<i>Fidena fusca</i> (Thunberg, 1827). ♂. Brasil. Itatiaya. 1 100 Mtr Est. do Rio. Dirings
<i>Fidena leonina</i> (Lutz, 1909). ♀. Passa quatro. 915 m. Sul Minas Gerais. 3 – III – 1923. J. Zikan [MZUSP]
<i>Goniops chrysocoma</i> (Osten Sacken, 1875). ♂. Det. L.L. Pechuman. Tompkins Co. N.Y. R.A. Morse & C. Zmarlicki cols. 31VII63 [MZUSP].
<i>Pityocera festai</i> (Giglio-Tos, 1896). ♀. Candelária Rio Pequeni R.P. 21 aug 50. det. Fairchild 1958 [MZUSP]
<i>Pityocera festai</i> (Giglio-Tos, 1896). ♂. [MZUSP]
<i>Pityocera</i> sp. ♀. Bahia Santa Rita E. Dente IV – 58 [MZUSP]
<i>Scaptia lata</i> (Guérom-Méneville, 1838). ♀ Chile. Lago Todos los Santos. 72°,15' x 41°,15' L.S. Mann coletor. XII – 45 [MZUSP]
<i>Scaptia molesta</i> (Wiedemann, 1828). ♀. Est. São Paulo, Cnatareira Chapadão 8 – 1946. Barreto col. [MZUSP]
<i>Scaptia rufa</i> (Macquart, 1838). ♀. El Canelo Santiago Chile. XII – 51 [MZUSP].
<i>Scaptia rufa</i> (Macquart, 1838). ♂. Chile – El Canelo. Gutierrea Col. XII-948 [MZUSP].
<i>Scaptia rubriventris</i> (Kröeber, 1930). ♀. S. P. Colalao Tucumán (R.A) 11 – 49 Arnau [MZUSP]
<i>Scaptia rubriventris</i> (Kröeber, 1930). ♂. S. P. Colalao Tucumán (R.A) 11 – 49 Arnau [MZUSP]
<i>Scione aurulans</i> (Wiedemann, 1830). ♀. Cayuga Guat. Schaus and Barnas Coll. [MZUSP]
<i>Scione brevistriga</i> (Enderlein, 1925). ♀. Biting. [MZUSP]
<i>Scione fulva</i> (Ricardo, 1902). ♀. Argentina, Formação Guayules Col. Duret. IX – 48 [MZUSP]
<i>Scione fulva</i> (Ricardo, 1902). ♂. Argentina Jujui Capital Cole Duret. IV - 48 [MZUSP]
Tabanidae: Tabaniinae: Diachlorini:
<i>Acanthocera tenuicornis</i> (Lutz, 1915). ♀. EST. BIOL. BORACEIA Salesopolis, S.P. 850 m Rabello col. 28 – XII – 66 Isca humana. 12 – 18 horas. Det. A.L Henriques 1988. [MZUSP]

<i>Acanthocera tenuicornis</i> (Lutz, 1915). ♂. BR-SP. Salesópolis. BORACEIA 24/30.Jan.1952. L.T.F., Carrera, Vanzolini, Oiticica, Pearson. Det. A. L. Henriques, 1988.
<i>Acanthocera anacantha</i> (Lutz & Neiva, 1915). ♀. Bodoquena Mato Grosso XI – 1941 Det. A.L. Henriques 1986 [MZUSP]
Tabanidae: Tabaniinae: Tabaniini:
<i>Poeciloderas</i> sp. ♀ Argentina Formação Guayales IX – 48. Col. Duret. [MZUSP]
<i>Poeciloderas quadripunctatus</i> (Fabricius, 1805). ♀. [MZUSP]
<i>Poeciloderas quadripunctatus</i> (Fabricius, 1805). ♂. Argentina, Tucumán, San Jarrier, 3- XII- 47, col. Duret [MZUSP]

Tabela 1. Matriz de caracteres:

	0										1										2										3										4																													
Espécie	0										5										0										5										0										5										0									
Atherimorpha lamasi	1	0	0	-	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	-	-	1	0																									
Sierramyia caligatus	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	-	0	0	-	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	1	1	-	0	0	0	-	1	0																								
Rhagio mystaceus	1	0	0	-	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1	0																									
Atherix variegata	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	-	1	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0																									
Acanthocera tenuicornis	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0	2	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1	1	1	1	2	1																										
Acanthocera anacantha	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	1	0	2	0	-	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	-	1	1	1	-	2	?																										
Caenopangonia brevirostris	1	0	2	1	0	0	1	0	1	1	?	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	-	1	0																										
Caenopangonia hirtipalpis	1	0	2	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	-	1	?	0	1	1	0	1	0																										
Chrysops delicatus	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1	2	0	-	0	0	0	0	0	1	0	2	1	2	0	1	1	0	0	0	-	0	1	1	?	1	0																										
Chrysops germinatus	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1	2	0	-	0	0	0	0	0	1	0	2	1	2	1	1	1	0	0	0	-	0	1	1	?	1	0																										
Esenbeckia fuscipennis	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0																										
Esenbeckia illota	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	-	1	1	0	1	1	1	0	0																										
Esenbeckia esenbeckii	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0																										
Fidena fusca	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	3	1	0	2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0																										
Fidena flavicrinis	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	3	1	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	?	1	0																										
Fidena freemani	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	3	1	0	2	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1	?	1	0																									
Fidena leonina	1	0	1	0	1	1	-	-	0	1	1	0	0	0	1	3	1	0	2	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	?	1	0																										
Goniops chrysocoma	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	-	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	1	1	0	1	?	0	1	1	0	1	0																										
Philoliche flavipes	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0																										
Philoliche rubramarginata	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	3	1	1	1	-	0	1	-	0	1	1	-	1	0																										
Philoliche varipes	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0																										
Pityocera cervus	1	0	1	-	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	3	1	0	2	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	?	0	1	1	1	1	0																										
Pityocera festai	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	3	1	0	2	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	?	1	0																										
Pityocera sp.	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	3	1	0	2	1	0	1	0	0	1	?	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0																									
Poeciloderas quadripunctatus	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	0	0	-	1	1	1	1	2	1																										
Poeciloderas sp.	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	2	0	-	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	0	0	-	1	1	1	?	2	?																										
Protodasyapha sp.	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	1	-	0	1	1	0	0	0																										
Scaptia molesta	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	0	-	0	0	0	0	0	1	0	2	1	?	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0																										
Scaptia lata	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	-	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	?	1	0																										
Scaptia rubriventris	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	-	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0																									
Scaptia rufa	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	2	0	-	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0																										
Scepsis nivalis	1	0	0	1	0	1	1	0	2	-	1	1	0	0	0	4	1	0	2	0	-	1	0	0	0	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	0	1	-	0	1	1	1	0	0																										
Scione aurulans	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	3	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	-	0	1	0	0	1	1	?	1	0																										
Scione brevistriga	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	2	1	1	1	-	0	1	0	0	1	1	?	1	0																										
Scione fulva	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	3	1	1	2	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	1	1	1	-	0	1	0	0	1	1	0	1	0																										
Stonemyia tranquilla	1	0	0	-	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	-	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0																										
Stonemyia rasa	1	0	0	-	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	-	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	1	0	0	1	-	0	1	1	0	0	0																										

3. UMA HIPÓTESE FILOGENÉTICA PARA SCIONINI

3.1. Lista de Caracteres.

Cabeça:

Caráter 0: Tubérculo ocelar: (0) reduzido, não distinguível em vista lateral; (1) presente. (Número de passos = 2; ci = 0,50; ri = 0,83).

Comentários: O tubérculo encontra-se muito reduzido dentro da subfamília Tabaninae (Figura 2A). Em Chrysopsinae (Figura 2B), e em Pangoniinae (Figura 2C, D) de forma geral o Tubérculo encontra-se presente e é bem pronunciado. Uma exceção é o gênero *Buplex* (Tabanidae: Pangoniinae: Philolichini) no qual o tubérculo ocelar está ausente (Mackerras, 1954).

Caráter 1: Calo na região da face: (0) ausente; (1) presente. (Número de passos = 3; ci = 0,33; ri = 0,77).

Comentários: Todas as subfamílias de Tabanidae apresentam um calo, pronunciado e brilhoso na região da face (Figura 2 A–C), mas esta estrutura encontra-se ausente em algumas espécies. Em Scionini de forma geral o calo encontra-se ausente (Figura 2D), com exceção de algumas espécies de *Fidena*.

Caráter 2: Forma do clipeo: (0) não projetado; (1) projetado, lembrando um bico; (2) achatado dorso-ventralmente. (Número de passos = 3; ci = 0,66; ri = 0,9).

Comentários: No plano básico de Tabanomorpha, de forma geral, o clipeo apresenta-se bulboso e em posição anterior, apesar de um leve deslocamento ventral presente em diversos grupos. Dentro de Scionini, o clipeo é modificado no clado composto por *Fidena*, *Scione* e *Pityocera* (Figura 3) e em algumas espécies de *Philoliche* (Figura 4). Nesses grupos o clipeo encontra-se projetado apicalmente, assumindo o formato de um bico. Em *Caenopangonia* o clipeo encontra-se achatado na direção dorsoventral (Figura 5).

Figura 2: Cabeças de Tabanidae, vista anterior. A. Tabaninae, *Acanthocera anacantha* Lutz & Neiva, 1915. B. Chrysopsinae, *Chrysops geminatus* Wiedemann, 1828. C. Pangoniinae, *Esenbeckia illota* Williston, 1901. D. Pangoniinae, *Saptia rufa*.

Caráter 3: Altura da face (caráter aplicável somente às fêmeas): (0) visivelmente maior que a largura; (1) menor que a largura. (Número de passos = 5; ci = 0,2; ri = 0,55).

Comentário A maioria dos grupos dentro de Tabanidae apresenta a face muito estreita, mas em alguns grupos, como *Caenopangonia* (Figura 5B) a face encontra-se larga, de comprimento comparável à altura.

Caráter 4: Olhos compostos: (0) não pilosos; (1) pilosos. (Número de passos = 3; ci = 0,33; ri = 0,87).

Comentários: Este caráter apresenta considerável variação dentro de Tabanidae; os olhos compostos de *Fidena*, *Scaptia*, *Scione* e *Pityocera* (Figura 3) são densamente pilosos; em *Goniops* a pilosidade ocular está ausente. Este caráter foi utilizado por Mackerras (1954) para delimitar a tribo Scionini.

Caráter 5: Barba (tufo de cerdas abundantes, na região da gena): (0) ausente; (1) presente. (Número de passos = 4; ci = 0,25; ri = 0,66).

Comentários: Caráter apresenta variação dentro dos vários grupos de Tabanidae de forma geral (e.g. Figura 1C). Em Scionini o estado de caráter (1 está presente em *Fidena*, *Scione*, *Pityocera* (Figura 3) e nos *Scaptia* analisados.

Caráter 6: Comprimento do primeiro artigo do palpo: (0) menor que a metade do segundo; (1) maior que a metade do segundo. (Número de passos = 4; ci = 0,25; ri = 0,81).

Comentários: Caráter com variação dentro de Tabanidae. Em Scionini, o primeiro artigo é de forma geral menor do que o segundo (Figura 3 B e C), com variação em alguns grupos de *Fidena*.

Caráter 7: Superfície do segundo artigo do palpo: (0) sem depressões visíveis; (1) com depressão bem marcada. (Número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: No clado formado por *Scaptia*, *Esenbeckia*, *Fidena*, *Scione* e *Pityocera*, e em alguns outros grupos dentro de Pangoniinae, é possível observar no segundo artigo do palpo uma depressão bem pronunciada (Figura 3; ver também as figuras 7 – 12 no anexo Carmo *et al.*, [em prep.]). Essa estrutura está possivelmente, associada à função sensorial e é melhor discutida em Carmo *et al.*, (em prep.)

Caráter 8: Forma do segundo artigo do palpo: (0) falciforme; (1) cilíndrico e afilado. (Número de passos = 9; ci = 0,22; ri = 0,66).

Comentário: Caráter com alto grau de variação dentro de Tabanidae, no entanto, é morfologicamente consistente dentro dos gêneros estudados.

Figura 3: Cabeças de Tabanidae, vista lateral. A – *Fidena flavicrinis* Lutz, 1909. B. *Pityocera festai* Giglio-Tos, 1896. C. *Scione aurulans* Wiedemann, 1830.

Caráter 9: Labela: (0) intumescida; (1) afilada. (Número de passos = 3; ci = 0,33; ri = 0,83).

Comentários: Na maioria dos grupos de Tabanidae, a labela é bem pronunciada e apresenta um aspecto carnososo (Figura 6), entretanto, no clado composto por *Fidena*, *Scione* e *Pityocera* (Figura 3), bem como em *Philoliche varipes* (Figura 4), o tamanho dessa estrutura é consideravelmente menor e esta se apresenta com forma afilada.

Caráter 10: Número de artículos no flagelo da antena: (0) artículos não diferenciados; (1) sete; (2) cinco. (Número de passos = 2; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Nos Pangoniinae de forma geral, o flagelo é muito semelhante ao que seria o plano básico de Tabanomorpha (Stuckenberg, 2001), possuindo sete artículos muito semelhantes entre si quanto à forma e dimensões (Figuras 2 C e D). Nos Chrysopsinae e Tabaninae examinados, o número de artículos é reduzido para cinco e o primeiro artículo é consideravelmente maior que os demais (Figura 2 A e B).

Figura 4: Cabeça *Philoliche varipes* Ricardo, 1911, vista lateral.

Caráter 11: Escapo: (0) visivelmente maior que o pedicelo; (1) aproximadamente com o mesmo tamanho que o pedicelo (número de passos = 6; ci = 0,16; ri = 0,68).

Comentários: Tanto em Rhagionidae e Athericidae, como vários dos tabanídeos analisados o escapo e o pedicelo apresentam aproximadamente o mesmo

comprimento. Entretanto, esse caráter modifica-se em alguns grupos, de forma que o clado formado pelas subfamílias Tabaninae e Chrysopsinae, bem como em *Pityocera*, *Fidena*, *Scione* e *Scaptia*, o escapo é substancialmente mais longo que o pedicelo. (Figura 3).

Caráter 12: Cristas longitudinais visíveis na lateral do clipeo: (0) ausentes; (1) presentes (número de passos=1; ci=1; ri=1).

Comentários: O estado de caráter (1) só está presente em espécies do gênero *Chrysops* (Figura 6C).

Figura 5: Cabeça *Caenopangonia hirtipalpis* Bigot, 1892. A. vista lateral. B. vista anterior.

Caráter 13: Escapo e pedicelo: (0) de pequena proporção quando comparadas a arista; (1) alongados, conjuntamente tão longos quanto à arista. (Número de passos = 2; ci = 0,5; ri = 0,66).

Comentários: estão estado de caráter (1) presente em alguns Tabaninae e Chrysopsinae analisados (Figuras 2 A e B). Provavelmente trata-se de um estado de caráter que surgiu mais de uma vez nas duas subfamílias, mas pode ser útil na separação de gêneros.

Caráter 14: Subcalo: (0) reduzido, com saliência leve em vista lateral; (1) pronunciado, aparentando ser um artículo adicional da antena, em vista lateral. (Número de passos = 6; ci = 0,16; ri = 0,58).

Comentários: O subcalo é uma estrutura encontrada nos tabanídeos, logo abaixo do calo (quando presente) e precede o primeiro artículo da antena. Em alguns grupos, em especial dentro de Pangoniinae, essa estrutura torna-se extremamente pronunciada (Figuras 3–5), sendo de tamanho comparável ou maior que os artículos da antena. Nas duas espécies de *Caenopangonia*, essa estrutura chega a cobrir todo o clipeo (Figura 5).

Caráter 15: Probóscide: (0) menor do que a altura da cabeça; (1) aproximadamente tão longa quanto à altura da cabeça; (2) ultrapassando e muito o corpo do espécime; (3) tão longa quanto duas vezes o tamanho da cabeça; (4) rudimentar. (Número de passos = 7; ci = 0,57; ri = 0,85).

Comentários: As peças bucais são atrofiadas e reduzidas em *Scepsis*. Em Pangoniinae de forma geral, a probóscide é bem longa (Figura 2 D; ver também a figura 15 do anexo, Carmo *et al.*, em prep.) e no clado *Fidena*, *Scione* e *Pityocera*, essa estrutura atinge duas vezes o comprimento da cabeça (Figura 3). Em alguns *Philoliche* a probóscide é ainda maior podendo até ultrapassar o tamanho do corpo do animal (Figura 4). O alongamento da probóscide em *Philoliche*, provavelmente não é homólogo ao que é visto nos grupos de Scionini, conforme discutido no anexo I (Carmo *et al.*, em prep.)

Figura 6: Cabeças de Tabanidae, vista lateral. A. *Stonemyia tranquilla* Osten Sacken, 1875. B. *Poeciloderas quadripunctatus* Fabricius, 1805. C. *Chrysops geminatus* Wiedemann, 1828. D. *Goniops chrysocoma* Osten Sacken, 1875.

Asa:

Caráter 16: Veia R4: (0) aproximando-se do ápice da asa; (1) deslocada em direção à margem anterior, mais próxima de R1 do que R5. (Número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Dentro de Tabanidae, assim como no seu grupo irmão Athericidae, e na família Pelechorynchidae, a veia R4 encontra-se fortemente deslocada na direção de R1 (Figuras 7D, 8, 9, 10 e 11).

Figura 7: Asas. A—C: Rhagionidae. D—Athericidae. A. *Atherimorpha lamasi*, Santos 2005. B. *Sierramyia caligatus*, Santos 2006. C. *Rhagio mystaceus*, Macquart 1840. D. *Atherix variegata*, Walker 1848.

Caráter 17: Inclinação de R4: (0) com curvatura pronunciada; (1) com curvatura leve.
(Número de passos = 4; ci = 0,25; ri = 0,57)

Comentários: A veia R4 encontra-se fortemente inclinada na grande maioria dos tabanídeos. Entretanto, em *Scione*, *Goniops* e em *Chrysops* essa inclinação sofre uma acentuação relativamente leve (Figura 8 E - H).

Caráter 18: Veia R2+3 inserida: (0) próxima a R1; (1) junto a R1; (2) distante de R1.
(Número de passos = 2; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Nos grupos externos, a veia R2 + 3 insere-se na veia costal, muito próxima ou junto com a veia R1. Nos demais grupos de Tabanidae, a inserção dessas veias é relativamente distante, de forma que a célula r1 torna-se mais aberta (Figuras 8 e 9).

Caráter 19: Célula r5: (0) aberta; (1) fechada. (Número de passos = 5; ci = 0,2; ri = 0,75).

Comentários: Caráter apresenta grande variação dentro de Tabanidae, em especial dentro de alguns gêneros como *Fidena*. Entretanto é constante dentro de outros como *Scione* e *Pityocera* (Figuras 8G e H; 9D – H; 10A e B) e pode ser útil na delimitação de gêneros ou grupos de espécies.

Figura 8: Asas de Tabanidae. A. *Acanthocera anacantha* Lutz & Neiva, 1915. B. *Acanthocera tenuicornis* Lutz, 1915. C. *Chrysops delicatulus* Osten Sacken, 1875. D. *Chrysops geminates* Wiedemann, 1828. E. *Goniops chrysocoma* Osten Sacken, 1875. F. *Scione aurulans* Wiedemann, 1830. G. *Scione brevistriga* Enderlein, 1925. H. *Scione fulva* Ricardo, 1902.

Caráter 20: Inserção de M1 em R5: (0) próxima da separação entre R4 e R5; (1) distante da separação entre R4 e R5 (número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Nas espécies de *Pityocera* a célula r5 fecha-se próxima da separação entre as veias M1 e R5 (Figuras 9D; 10 A e B), formando um pecíolo

longo. Esse caráter aparece em todas as topologias obtidas, como uma sinapomorfia de *Pityocera*.

Caráter 21: Célula anal: (0) mais longa do que larga; (1) tão longa quanto larga (número de passos = 7; ci = 0,14; ri = 0,25).

Comentários: Na maioria dos grupos de tabanidae a célula anal é bem alongada. Entretanto em alguns grupos, essa célula modifica-se adquirindo um formato mais arredondado (Figuras 8E; 9C, D, G e H; 10).

Caráter 22: Célula m3: (0) aberta; (1) fechada (número de passos = 2; ci = 0.33; ri = 0,5).

Comentários: A célula m3 encontra-se fechada dentro de *Scione* (Figura 8F - H, e em *Philoliche rubramaginata* (Figura 10D).

Caráter 23: Veia M2: (0) completa; (1) incompleta (número de passos = 1; ci = 0,1; ri = 1).

Comentários: A veia M2 é incompleta em *Scione* (Figura 8F - H). Esse caráter pode ser utilizado como diagnóstico do gênero.

Caráter 24: Veia A2: (0) curta, não atingindo metade do lobo anal; (1) longa, visível até depois da metade do lobo anal (número de passos = 5; ci = 0,2; ri = 0,73).

Comentários: A veia A2 encontra-se reduzida, mas é de forma geral bem visível em Tabanidae e pode-se observar variação no seu comprimento. Dos grupos analisados, essa veia é especialmente longa em *Fidena*, *Pityocera*, *Esenbeckia* e alguns *Scione* (figura 8F – H; 9D - H; 10 A - E).

Caráter 25: Prolongamento de R4: (0) ausente; (1) presente (número de passos = 3; ci = 0,33; ri = 0,8).

Comentários: Apesar de considerável variação, esse caráter é especialmente pronunciado em *Philoliche*, *Esenbeckia* e alguns *Fidena* (Figura 10C – F e H).

Caráter 26: Veia A1: (0) retilínea; (1) curva (número de passos = 6; ci = 0,16; ri = 0).

Comentários: Na maioria dos grupos de Tabanidae, a veia A1 apresenta uma curva acentuada, mas é reta ou praticamente reta em alguns terminais.(e.g. Figura 8A e 10H).

Caráter 27: Veia R2+3: (0) sinuosa; (1) sem sinuosidade ao longo da veia (número de passos = 8; ci = 0,12; ri = 0,53).

Comentários: Nos grupos de Tabanidae analisados a veia R2+3 difere quanto ao grau de ondulações apresentadas. As asas, em cuja veia R2+3 apresentava uma ou mais ondulações foram consideradas sinuosas, veias cuja única curvatura ocorre durante sua inserção na veia costal foram codificadas como não sinuosas (Figura 9A – C; 10E - H).

Figura 9: Asas de Scionini (Tabanidae: Pangoniinae). A. *Scaptia lata* Guérin-Meneville, 1835. B. *Scaptia rubriventris*. C. *Scaptia rufa* Macquart, 1838. D. *Fidena flavicrinis* Lutz, 1909. E. *Fidena freemani* Barreto, 1957. F. *Fidena fusca* Thunberg, 1827. G. *Fidena leonina* Lutz, 1909. H. *Pityocera cervus* Wiedemann, 1828. Para nomenclatura das veias, ver figura 8A.

Caráter 28: Veias CuA2 e A1: (0) fundem-se antes de atingir a margem da asa; (1) permanecem separadas (número de passos = 3; ci = 0,33; ri = 0,6).

Comentários: Na grande maioria dos grupos de Tabanidae essas veias fundem-se, antes de atingir a margem da asa. Isso não ocorre em *Chrysops* (Figura 8C e D) e em *Scaptia molesta*.

Caráter 29: Ângulo entre R4 e R5: (0) menor do que 90; (1) próximo a 90 (número de passos = 2; ci = 0,5; ri = 0,5).

Comentários: O ângulo entre R4 e R5 é maior do que 90 em todos os Tabanidae (Figuras 8, 9 e 10).

Caráter 30: Inserção de SC em C: (0) anterior à metade da asa; (1) aproximadamente na metade da asa (2) posterior a metade da asa (comprimento = 5; ci = 0,6; ri = 0,5).

Caráter 31: Separação entre R4 e R5: (0) próxima da extremidade da célula discal; (1) posterior à extremidade da célula discal (número de passos = 2; ci = 0,5; ri = 0,75).

Comentários: A separação é posterior à extremidade da célula discal em todos os Tabanidae analisados, com exceção de *Chrysops delicatulus* (Figura 8C).

Caráter 32: Caliptra inferior: (0) simples; (1) alargada (número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Dentro de Tabanomorpha, a caliptra alargada é uma sinapomorfia de Tabanidae.

Caráter 33: Número de esporões tibiais na perna posterior: (0) 0; (1) 2 (número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Esse caráter foi primeiramente utilizado por Loew (1860) e mais tarde por Lutz (1913), para separação das subfamílias de Tabanidae. Os esporões estão presentes em Pangoniinae e Chrysopsinae, mas ausentes em Tabaninae.

Caráter 34: Veias M2 e M3: (0) paralelas ou subparalelas; (1) divergentes (número de passos = 5; ci = 0,2; ri = 0,63).

Comentários: As veias M2 e M3 inserem-se na margem da asa, em Tabanidae, de duas formas: ou sem ondulações e com certo grau de paralelismo (Figuras 8A – E; 9 A – C, F – H ; 10 A, E, F e H), ou onduladas e afastando-se uma da outra (Figuras 9D, e E; 10 B – D). Optou-se por codificar as variações das duas veias em um único estado de caráter, uma vez que essas variações sempre foram observadas em conjunto nos espécimes estudados

Figura 10: Asas de Tabanidae. A. *Pityocera* sp. B. *Pityocera festai* Giglio-Tos, 1896 . C. *Esenbeckia esenbeckii* Wiedemann, 1830. D. *Esenbeckia fuscipennis* Lutz, 1909. E. *Esenbeckia illota* Willinston, 1901. F. *Philoliche flavipes* Macquart, 1838. G. *Philoliche rubramarginata* Macquart, 1855. H. *Philoliche varipes* Ricardo, 1911. Para a nomenclatura das veias, vide Figura 8A.

Figura 11: Asas de Tabanidae. A. *Caenopangonia brevirostris* Philippi, 1865. B. *Caenopangonia hirtipalpis* Bigot, 1892. C. *Stonemyia tranquilla* Osten Sacken, 1875. D. *Stonemyia rasa* Loew, 1869. E. *Protodasyapha* sp. F. *Scepsis nivalis* Walker, 1850. Para nomenclatura das veias, ver figura 8A.

Terminália Feminina:

Caráter 35: Cercos (terminália feminina): (0) monosegmentados; (1) bissegmentados (número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Cercos com apenas um segmento, é uma característica presente no plano básico de Tabanidae e Athericidae (figura 12) e contrasta com a condição bissegmentada presente em Rhagionidae .

Caráter 36: Forma do tergito IX, terminália feminina (Mackerras, 1954): (0) dividido em duas placas triangulares separadas; (1) uma única barra transversa (número de passos = 5; ci = 0,4; ri = 0,66).

Comentários: Esse caráter foi utilizado por Mackerras (1954) para separar Tabanidae em três subfamílias. Em Pangoniinae, o tergito IX apresenta-se como uma única barra, enquanto que em Tabaninae e Chrysopsinae, o tergito IX é reduzido e forma duas pequenas placas triangulares (Figura 12C, D e 13).

Caráter 37: Gonófises: (0) reduzida; (1) tamanho e forma semelhantes aos cercos (número de passos = 3; ci = 0,33; ri = 0,71).

Comentários: Em *Fidena*, *Esenbeckia* e *Scaptia rufa*, as gonófises apresentam-se particularmente pronunciadas, com o tamanho aproximando-se muito do dos cercos (Figuras 15, 16D e 17).

Caráter 38: Expansões em forma de cogumelo na cauda de espermoteca: (0) ausente; (1) presente (número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Esse caráter foi utilizado por Mackerras (1954) na separação de Tabaninae das demais subfamílias. A presença dessas estruturas, na extremidade proximal das espermotecas é uma sinapomorfia da subfamília Tabaninae (Figuras 13D e 14D).

Terminália Masculina:

Caráter 39: Tergito IX e X: (0) separados; (1) fundidos (número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: A fusão dos tergitos IX e X da terminália masculina é uma sinapomorfia de Tabanidae + Athericidae (Stuckenberg, 1994; Carmo & Santos, 2011).

Caráter 40: Extensões endofálicas: (0) reduzidas; (1) pronunciadas (número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Existe discussão sobre esse caráter na literatura. As extensões endofálicas seriam uma sinapomorfia, de Athericidae + Tabanidae, apesar de também serem vistas no gênero de Rhagionide, *Bolbomyia* (Santos, 2008). Alguns autores (e.g. Stuckenberg, 1994; Santos, 2008) defendem que essa estrutura estaria presente, de forma reduzida em outros gêneros de Rhagionidae, como *Rhagio* e *Sierramyia* (Figura 22A e C), enquanto para Kerr (2010) as estruturas visualizadas não são homólogas. *Rhagio* e *Sierramyia* foram utilizados como grupos externos nessa análise e as extensões endofálicas consideradas presentes mas reduzidas nesses grupos.

Caráter 41: Extremidade das extensões endofálicas: (0) com dobra pronunciada, atingindo um terço do seu comprimento; (1) com dobra leve na extremidade (número de passos = 5; ci = 0,2; ri = 0,5).

Comentários: Esse caráter apresenta grande variação ao longo da família, mas a condição “reduzida” está presente em Athericidae, bem como em grande parte dos grupos estudados e pode corresponder ao plano básico de Tabanidae. (Figuras 22 A, C; 25 A, C; 29 A, C e 30C).

Caráter 42 Extremidade posterior dos gonóstilos: (0) bipartida; (1) afilada; (2) truncada (número de passos = 1; ci = 1; ri = 1).

Comentários: Esse caráter foi utilizado por Mackerras (1954), para divisão de subfamílias e tribos de Tabanidae e apresenta considerável sinal filogenético. A condição truncada pode ser vista em Tabaninae (22C e 23A), enquanto em grande parte dos Pangoniinae a estrutura é bipartida (Figuras 23C; 24A, C; 25 A, C; 30C) Em *Philoliche* há uma modificação da condição afilada na qual a extremidade do gonóstilo forma um discreto pecíolo (Figura 26 A, C). Entretanto, optou-se por incluir essa variação no estado “afilada”.

Caráter 43: Tergito IX: (0) dividido; (1) dividido sagitalmente.

Comentários: Em Tabaninae e Chrysopsinae, o tergito IX da terminália masculina encontra-se dividido em duas placas separadas (Mackerras, 1954 p. 434; Figura 22D).

Figura 12: Terminália feminina. A. Rhagionidae, *Atherimorpha lamasi* Santos, 2005. B. Athericidae, *Suragina* sp. C. Tabanidae, *Chrysops geminatus* Wiedemann, 1828, dorsal. D. Tabanidae, *Chrysops geminatus*, ventral.

Figura 13: Terminália feminina de Tabanidae. A *Chrysops delicatulus* Osten Sacken, 1875, dorsal. B. *Chrysops delicatulus*, ventral. C. *Poeciloderas* sp., dorsal. D. *Poeciloderas* sp., ventral.

Figura 14: Terminália feminina. A. *Acanthocera anacantha* Lutz & Neiva, 1915, dorsal. B. *Acanthocera anacantha*, ventral. C. *Acanthocera tenuicornis* Lutz, 1915, dorsal. D. *Acanthocera tenuicornis*, ventral.

Figura 15: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Esenbeckia fuscipennis* Lutz, 1909, dorsal. B. *Esenbeckia fuscipennis*, ventral. C. *Esenbeckia esenbeckii*, dorsal. D. *Esenbeckia esenbeckii* Wiedemann, 1830, ventral.

Figura 16: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Stonemyia tranquilla* Osten Sacken, 1875, ventral. B. *Protodasyapha* sp., ventral. C. *Caenopangonia brevirostris* Philippi, 1865, ventral. D. *Scaptia rufa* Macquart, 1838, ventral.

Figura 17: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Scaptia rubriventris* Kroeber, 1830, ventral. B. *Fidena flavicrinis* Lutz, 1909, ventral. C. *Fidena freemani* Barreto, 1957, ventral. D. *Fidena leonina* Lutz, 1909, ventral.

Figura 18: Terminália feminina de Tabanidae: A. *Philoliche flavipes* Macquart, 1838, dorsal. B. *Philoliche flavipes*, ventral. C. *Philoliche varipes* Ricardo, 1911, dorsal. D. *Philoliche varipes*, ventral.

Figura 19: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Scione aurulans* Wiedemann, 1830, ventral. B. *Scione brevistriga* Enderlein, 1925, ventral. C. *Scione fulva* Ricardo, 1902, ventral.

Figura 20: Terminália feminina de Tabanidae. A. *Pityocera festai* Giglio-Tos, 1896, ventral. B. *Pityocera* sp., ventral.

Figura 21: Terminália masculina de Rhagionidae. A. *Sierramyia nagatomii* Santos, 2006, hipogógio. B. *Sierramyia nagatomii*, epândrio. C. *Rhagio mystaceus*, hipogógio. D. *Rhagio mystaceus* Macquart, 1840, epândrio.

Figura 22: Terminália masculina. A, B. Athericidae. A. *Atherix variegata*, hipogógio. B. *Atherix variegata* Walker, 1848, epândrio. C, D. Tabanidae. C. *Acanthocera tenuicornis* Lutz, 1915, hipogógio. D. *Acanthocera tenuicornis*, epândrio.

Figura 23: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Poeciloderas quadripunctatus* Fabricius, 1805, hipogígio. B. *Poeciloderas quadripunctatus*, epândrio. C. *Protodasyapha* sp., hipogígio. D. *Protodasyapha* sp., epândrio.

Figura 24: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Stonemyia rasa* Loew, 1869, hipogígio. B. *Stonemyia rasa*, epândrio. C. *Stonemyia tranquilla* Osten Sacken, 1875, hipogígio. D. *Stonemyia tranquilla*, epândrio.

Figura 25: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Esenbeckia esenbeckii* Wiedemann, 1830, hipogógio. B. *Esenbeckia esenbeckii*, epândrio. C. *Esenbeckia fuscipennis* Lutz, 1909, hipogógio. D. *Esenbeckia fuscipennis*, epândrio.

Figura 26: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Philoliche flavipes* Macquart, 1838, hipogógio. B. *Philoliche flavipes*, epândrio. C. *Philoliche varipes* Ricardo, 1911, hipogógio. D. *Philoliche varipes*, epândrio

Figura 27: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Goniops chrysocoma* Osten Sacken, 1875, hipogígio. B. *Goniops chrysocoma*, epândrio. C. *Caenopangonia hirtipalpis* Bigot, 1892, hipogígio. D. *Caenopangonia hirtipalpis*, epândrio.

Figura 28: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Fidena fusca* Thunberg, 1827, hipogógio. B. *Fidena fusca*, epândrio. C. *Scaptia molesta* Wiedemann, 1828, hipogógio. D. *Scaptia molesta*, epândrio.

Figura 29: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Pityocera cervus* Wiedemann, 1828, hipogígio. B. *Pityocera cervus*, epândrio. C. *Pityocera* sp., hipogígio. D. *Pityocera* sp., epandrio.

Figura 30: Terminália masculina de Tabanidae. A. *Scione fulva* Ricardo, 1902, hipogégio. B. *Scione fulva*, epândrio. C. *Sepsis nivalis*, hipogégio. D. *Sepsis nivalis* Walker, 1850, epândrio.

3.2. Resultados Filogenéticos

3.2.1. Análise Cladística com Pesagem Igual das Transformações de Caracteres

A análise cladística resultou em quatro árvores igualmente parcimoniosas, sobre as quais foi calculado o consenso estrito, apresentado na Figura 31.

Athericidae + Tabanidae formam um grupo monofilético, com o maior número de sinapomorfias da análise possuindo seis transformações inequívocas. Tabanidae também é um grupo monofilético, assim como suas duas subfamílias Tabaninae e

Chrysopsinae. Muitos dos caracteres utilizados por Mackerras (1954) são interpretados como transformações sinapomórficas para essas duas subfamílias.

Os Pangoniinae não foram recuperados como um clado no consenso estrito, dividindo-se em dois subgrupos, que se posicionam em uma politomia basal no clado dos Tabanidae, juntamente com as duas outras subfamílias. Para fazer referência às várias linhagens reconhecidas nas análises filogenéticas, foi utilizado um sistema de rotulação dos cladogramas principais por letras (Figuras 31, 32 e 33).

Dentre as diferentes hipóteses filogenéticas obtidas pela análise de parcimônia (consenso: Figura 31), o clado D posicionou-se ora como irmão de C, ora como irmão de E. O gênero monotípico *Goniops*, endêmico da região Neártica e tradicionalmente incluído dentro de Scionini, posicionou-se como o grupo irmão de todos os demais tabanídeos incluídos na análise. Cabe ressaltar, que esse gênero é de fato muito diferenciado morfológicamente, possuindo poucos caracteres claramente compartilhados com os Scionini e mesmo com outros táxons de Pangoniinae. Os indivíduos deste gênero apresentam uma probóscide curta, com o segundo palpômero alongado e muito maior do que o primeiro (estado de caráter 6-1). Os olhos compostos não apresentam qualquer tipo de pilosidade (estado 4-0). Na Figura 31, Scionini é mostrado como um grupo merofilético. O gênero *Caenopangonia* é visto formando um clado com o gênero Afrotropical *Philoliche*.

Caenopangonia possui somente duas espécies, ambas distribuídas exclusivamente em território chileno. O clipeo de ambas as espécies é consideravelmente modificado, apresentando-se de forma chata dorso-ventralmente (estado de caráter 2-2). O subcalo é extremamente pronunciado, muito maior do que os artículos da antena e cobre todo o clipeo. As extensões endofálicas são consideravelmente alongadas, ultrapassando os limites dos gonocoxitos (Figura 27C) e possuem acentuada curvatura em sua extremidade (estado 39-0).

Na cladograma obtido, é possível visualizar o clado F: (“*Scaptia*” (*Esenbeckia* (“*Fidena*”, (*Pityocera* + *Scione*)). A principal sinapomorfia desse grupo é a presença de uma depressão no segundo artículo do palpo (uma análise mais completa da morfologia dessa estrutura, pode ser vista em Carmo *et al.*, em prep.). Essa estrutura, possivelmente de caráter sensorial está presente em todos os espécimes analisados do clado em questão. Esta, pode ser vista também em outros grupos dentro de Pangoniinae aqui não analisados, como por exemplo nos gêneros *Pangonius* e *Austroplex*, de forma que futuras análises da subfamília Pangoniinae podem alterar a composição desse clado.

As espécies do subgênero *Scaptia s.str.* formam um grupo monofilético, enquanto único representante de *Scaptia (Lepmia)* incluído na análise, *Scaptia molesta*, é grupo irmão do Clado G [*i.e.*, (*Esenbeckia (Fidena (Scione + Pityocera)*)]. Os resultados aqui obtidos, bem como trabalhos recentes na literatura (*e.g.*, Lessard *et al*, 2013), apontam para a não monofilia do gênero *Scaptia*, sendo necessária uma revisão taxonômica completa do gênero, levando em consideração as hipóteses filogenéticas com amostragem ampla de suas espécies.

Figura 31, Consenso estrito dos quatro cladogramas igualmente mais parcimoniosos obtidos por análise com pesagem igual dos caracteres. Os círculos brancos representam transformações com algum grau de homoplasia (surgimentos múltiplos de estados ou reversões), enquanto os círculos pretos são transformações inequívocas e não contraditas. As letras maiúsculas à esquerda do cladograma indicam clados de interesse para a discussão filogenética; os clados definidos desta forma são aqueles contendo todos os descendentes do nó à direita de cada uma das letras. O número abaixo dos círculos representa o estado de cada caráter. O Clado B representa Tabanidae, enquanto os Clados D e E, a subfamília Panogiinae. L = 137, RI = 72, CI = 37.

O clado G é sustentado pelos estados de caráter 37-1 e 24-0. No primeiro caso, descreve-se a proporção das gonófises em relação aos cercos da terminália feminina, uma vez que nos espécimes desses grupos analisados essas estruturas apresentam-se muito pronunciadas chegando a ter tamanho equivalente ao observado nos cercos da terminália feminina (Figuras 15 e 17B–D). O estado 24-0 refere-se ao prolongamento acentuado da veia A2. As transformações de ambos os caracteres são homoplásticas, entretanto. O estado 37-1 também pode ser visto em *Scaptia rufa*.

O clado I (*Fidena*, *Scione* e *Pityocera*) é suportado pelo estado de caráter 11-0, que corresponde à proporção do escapo em relação ao pedicelo. Todos os três gêneros são neotropicais e apresentam grande similaridade morfológica entre si. São moscas robustas com a probóscide bem alongada, ultrapassando em pelo menos duas vezes a altura da cabeça (estado 15-3). A célula r5 (estado 19-1) pode se mostrar aberta ou fechada, de forma que esse padrão é consistente em *Pityocera* e *Scione*, e na maioria dos *Fidena* apesar de o caráter variar no último.

O gênero *Fidena* aparece aqui como um grupo merofilético. Trata-se de um gênero grande com cerca de 90 espécies (Cóscaron & Papavero, 2009) e de grande similaridade morfológica. Como visto na grande maioria dos grupos de Tabanidae, as terminálias tanto masculina, quanto feminina sofrem pouquíssimas alterações abaixo do nível de gênero e são pobres em caracteres. Apesar de apresentarem grande similaridade quanto à forma do corpo e traços bem marcantes, como a presença de uma grande densidade de cerdas na região da gena e da pleura (estado de caráter 5-1), é extremamente difícil encontrar sinapomorfias para o gênero. Muitos caracteres são vistos facilmente em outros gêneros de Tabanidae e outros ainda sofrem maior ou menor grau de variação dentro do gênero. A identificação de espécies é feita com base em caracteres de cor, cerdas e polinosidade (Gorayeb, comunicação pessoal), mas não existem caracteres consistentes para o gênero como um todo. É necessária uma revisão completa do gênero, associada a uma análise filogenética que trate especificamente deste grande grupo neotropical. A adição de dados moleculares ao conhecimento morfológico constitui uma ferramenta importante para o melhor entendimento das relações entre as espécies e a evolução do gênero *Fidena*.

Scione e *Pityocera* aparecem como um grupo monofilético sustentado pela redução das gonófises da condição pronunciada observada em *Fidena* e *Esenbeckia* (estado de caráter 37-0). Esses dois gêneros, juntamente com *Fidena*, possuem uma morfologia

externa muito semelhante. O gênero *Pityocera* é relativamente pequeno, com apenas seis espécies descritas até o momento, enquanto *Scione* apresenta aproximadamente 40 espécies descritas, duas das quais encontradas em território brasileiro (Cóscaron & Papavero, 2009). Os dois gêneros são prontamente reconhecidos pelo padrão de venação em suas asas. Em *Pityocera*, a célula r5 está sempre fechada, e o pecíolo formado pela fusão das veias R5 e M1 é muito longo (estado de caráter 20-0). Em *Scione*, tanto a célula r5 (estado 19-1) quanto a célula m3 (estado 22-1) encontram-se fechadas. O único grupo analisado no qual também foi observado o fechamento da célula m3 foi *Philoliche rubramaginata*.

3.2.2. Análise Cladística com Pesagem Implícita das Transformações de Caracteres

A partir da mesma lista de caracteres os dados foram analisados com o uso de pesagem implícita (Goloboff, 1993). Houve diferenças significativas em alguns pontos, mas muitos dos clados recuperados na análise como pesos iguais, se mantiveram os mesmos. Quando utilizados valores de K, entre 3 e 9 foi obtida a topologia de árvore apresentada na Figura 32. Nela, podemos observar a monofilia de todas as três subfamílias de Tabanidae, com a exclusão de *Goniops*, que mais uma vez é grupo irmão dos demais grupos de mutucas. Os terminais afrotropicais *Philoliche* posicionam-se como grupo irmão do clado H (*Fidena*, *Pityocera* e *Scione*) da Figura 32, enquanto *Scaptia rufa* aparece como grupo irmão do clado G, que inclui os *Philoliche*. Entretanto, quando utilizado o valor de k = 10 (Figura 33), ocorre uma mudança na topologia que se aproxima muito daquela observada quando utilizados os pesos iguais para as transformações (Figura 31). Neste caso, *Scaptia rufa* é o grupo irmão de *Esenbeckia* e o clado formado por esses dois táxons é o grupo irmão do Clado H da Figura 33. *Caenopangonia* posiciona-se como grupo irmão de *Philoliche*. Essa topologia de árvore se mantém constante, com vários valores de k utilizados daí em diante. Foram utilizados valores de 10 a 30 e em seguida 40, 50 e 60 e não houve alterações no cladograma apresentado na Figura 33.

Figura 32. Árvore mais parcimoniosa obtida a partir de análise com pesagem implícita, com valor de $k = 6$. Os círculos brancos representam transformações com algum grau de homoplasia (surgimentos múltiplos de estados ou reversões), enquanto os círculos pretos são transformações inequívocas e não contraditas. As letras maiúsculas à esquerda do cladograma indicam clados de interesse para a discussão filogenética; os clados definidos desta forma são aqueles contendo todos os descendentes do nó à direita de cada uma das letras. O Clado B representa Tabanidae, enquanto o Clados D, a subfamília Panogiinae. O número abaixo dos círculos representa o estado de cada caráter. L = 147, RI = 72, CI = 37.

Figura 33. Consenso obtido a partir de duas árvores igualmente parcimoniosas, obtidas por análise de pesagem implícita, com valor de $k = 10$. Os círculos brancos representam transformações com algum grau de homoplasia (surgimentos múltiplos de estados ou reversões), enquanto os círculos pretos são transformações inequívocas e não contraditas. As letras maiúsculas à esquerda do cladograma indicam clados de interesse para a discussão filogenética; os clados definidos desta forma são aqueles contendo todos os descendentes do nó à direita de cada uma das letras. O Clado B representa Tabanidae, enquanto o Clado D, a subfamília Pangoniinae. O número abaixo dos círculos representa o estado de cada caráter. L=147, RI=72, CI=37.

A análise com pesagem implícita dos caracteres parte do pressuposto de que caracteres diferentes, contribuem de forma diferente para a evolução dos grupos, e portanto, devem ser tratados de forma diferente durante uma análise filogenética. Assim, os caracteres mais homoplásicos seriam menos informativos e deveriam ser sobrepesados, de acordo com a base de dados utilizada (Goloboff, 1993). Apesar da justificativa plausível, não existe ainda um critério geral defensável capaz de escolher o melhor valor de *k* para diferentes análises, de forma que a escolha tende a ser subjetiva, com os critérios variando conforme o autor. Devido à falta de critérios objetivos na escolha do valor de *k*, optou-se por basear as discussões das sessões posteriores, no cladograma obtido com pesagem igual de caracteres.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS: IMPORTÂNCIA DESSES RESULTADOS PARA A CLASSIFICAÇÃO DE PANGONIINAE

A presente análise, juntamente com a análise de Lessard *et al.* (2013), são os primeiros estudos filogenéticos formais de Pangoniinae (Tabanidae), com ênfase na tribo Scionini. Apesar de terem sido realizadas com diferentes bases de dados, ambas as análises destacam questões interessantes acerca da classificação de Tabanidae, de forma que a delimitação de alguns grupos deverá ser reavaliada e outras tribos e subfamílias deverão ser alvos de análises futuras.

No trabalho de Lessard e colaboradores (2013), Pangoniinae aparece como um grupo monofilético, assim como todas as suas tribos, incluindo Scionini. Entretanto, apesar do monofiletismo do grupo ser recuperado em sua análise, os autores optam por remover *Goniops* de Scionini e eriger uma tribo própria para o gênero, Goniopsini. A justificativa para a remoção de *Goniops* dos demais Scionini, é a diferenciação morfológica do gênero, em especial a ausência de pilosidade nos olhos (Lessard *et al.*, 2013). *Scaptia* é o único gênero de Scionini que aparece como parafilético no trabalho desses autores. Entretanto, muitos dos subgêneros utilizados na análise de Lessard e colaboradores aparecem como monofiléticos, de forma que os autores optam por elevar esses grupos ao nível de gênero, de forma que Scionini, sensu Lessard e colaboradores passa a ser uma tribo constituída por 17 gêneros ao todo (Lessard *et al.*, 2013; Lessard, 2014).

Nesta seção a atual classificação de Tabanidae é discutida à luz dos resultados aqui obtidos de forma que é proposta a reformulação do grupo até então conhecido

formalmente como Scionini, com implicações para a classificação de outros grupos dentro de Pangoniinae. Um sumário dos resultados obtidos neste trabalho podem ser vistos na Figura 34.

No presente trabalho, em todas as hipóteses filogenéticas obtidas (Figuras 31–33), *Goniops* posicionou-se como grupo irmão de todos os demais tabanídeos. Esse gênero monotípico de biologia e morfologia peculiares e distribuição exclusivamente Neártica foi classificado por Mackerras (1954) como pertencente à tribo Scionini, posicionamento este corroborado pela análise de Lessard *et al.* (2013). Do que pode ser observado na análise morfológica realizada, não existem caracteres marcantes nas asas, de forma que sua venação se assemelha muito ao que provavelmente, teria sido o plano básico de Tabanidae, os olhos não possuem pilosidade, e os palpos são livres de qualquer depressão sensorial, caracteres que nessa análise são associados à tribo Scionini.

Chrysopsinae e Tabaninae, ambas monofiléticas, são agrupadas em um clado mais inclusivo. Este resultado já havia sido previsto por Mackerras (1954) na classificação dos grupos, e é suportado por grande parte das análises filogenéticas de Tabanidae realizadas até então (*e.g.*, Morita, 2008; Bayless, 2012; Lessard *et al.*, 2013).

Os Pangoniinae, na análise com pesagem implícita formam um grupo monofilético, aparecem divididos nos Clados D e E (Figuras 31–33). *Caenopangonia* foi recuperado como grupo irmão dos afrotropicais *Philoliche*, tanto na análise com pesagem implícita com $k \geq 10$ como na análise com pesos iguais. Entretanto, essa hipótese carece de caracteres robustos que a suportem, uma vez que todos os três caracteres vistos como sinapomorfias do grupo (estados 14(1), 19(1) e 41(1)) apresentam considerável variação ao longo da evolução de Tabanidae, ou no caso do caráter 41, é plesiomórfico com relação à Pangoniinae como um todo. Dada a distribuição geográfica dos dois gêneros, a

Figura 34: Resumo das relações filogenéticas em Tabanidae. Todas as subfamílias são mostradas como monofiléticas, com exceção de Pangoniinae. Os três seguintes gêneros de Pangoniinae não são recuperados como grupos naturais: *Fidena*, *Scaptia* e *Stonemyia*.

veracidade dessa hipótese implicaria que ao menos um deles deve ter sofrido vários eventos de extinção ao longo da sua história.

O Clado F da Figura 31 é composto por quatro gêneros classicamente incluídos em Scionini, além do gênero de Pangoniini, *Esenbeckia*. Dentre os três estados de caráter interpretados como sinapomórficos para esse clado, o estado de caráter 7(1) aparece

uma única vez e corresponde a presença de uma depressão bem visível e pronunciada no segundo palpômero maxilar. Trata-se de um caráter com implicações interessantes, tanto na taxonomia quanto na biologia do grupo, revisado em detalhes em Carmo e colaboradores (em prep.). Apesar de aparecer uma única vez na análise realizada, esse caráter também está presente em outros gêneros de Pangoniinae como *Pangonius* e *Austroplex* (Mackerras, 1954). Dessa forma, a inclusão de novos táxons terminais pode mudar os resultados filogenéticos representados nas Figuras 31–33. O Clado F, formado por *Fidena*, *Pityocera* e *Scione*, juntamente com os *Scaptia* (*Pseudoscione*) eram considerados por Mackerras (1954) como pertencessem à mesma linhagem evolutiva. A afinidade entre esses grupos, também pode ser vista em outros trabalhos envolvendo as relações filogenéticas de Tabanidae (e.g., Bayless, 2012; Lessard *et al.*, 2013). Dentre as sinapomorfias desse clado, o estado de caráter 15-3 não é revertido em nenhuma das espécies analisadas e corresponde ao grande prolongamento das peças bucais, atingindo duas vezes o tamanho da cabeça. Além deste, ainda três outros são mostrados como sinapomorfias do grupo. São eles os estados 2-1, 6-1 e 9-1 (vide discussão adicional sobre os caracteres 2 e 9 na Seção 5). Também são caracteres de peças bucais, e referem-se ao clipeo projetado apicalmente e da forma mais afilada da labela. Esses dois caracteres aparecem nos três grupos supracitados e em algumas espécies de *Philoliche*. Apesar de apresentarem certa homoplasia, conforme discutido na análise morfológica feita por Carmo *et al.* (em prep.), o alongamento do clipeo não é homólogo entre os *Philoliche* e os três gêneros de Scionini. Devido à grande semelhança morfológica entre esses três gêneros, e com base nos resultados obtidos nesse trabalho, é proposto que a tribo Scionini passe ser constituída pelo clado composto por *Fidena*, *Pityocera* e *Scione*. Deste modo, a tribo Scionini seria delimitada de modo mais restrito que tradicionalmente, pois os gêneros *Goniops*, *Caenopangonia* e *Scaptia* terão de ser incluídos em outros táxons. Dos gêneros de Pangoniinae utilizados na análise, três aparecem como grupos merofiléticos (*Stonemyia*, *Scaptia* e *Fidena*). Esses resultados, não só alteram o que é conhecido quanto à tribo Scionini, mas também apontam para necessidade de revisão, dentro de um contexto filogenético, de outras tribos e gêneros de Pangoniinae, e de Tabanidae de forma geral, uma vez que muitos podem constituir grupos artificiais.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

- Barros, A.T.M., Foil, L.D., Vazques, S.A.S. (2003). Mutucas (Diptera: Tabanidae) do Pantanal: Abundância Relativa e Sazonalidade na Sub-região de Nhecolândia. *Embrapa, Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento*. 48, 1–20.
- Bayless, M.K. (2012). Evolutionary studies of Tabanomorpha (Diptera) with new classifications of Xylophagidae and Tabaninae. A thesis submitted to the Graduaty Faculty of North Carolina State University in partial fulfillment of the requirements for the degree of master in sciences. 150p
- Burger, J.F. (2009). Tabanidae (Horse Flies, Deer Flies, Tabanos). In: Brown (ed) *Manual of Central American Diptera. Volume I*. NRC Canada, Ottawa, 495–507.
- Cóscaron, S., Iide, P. (2003). The subgenus *Scaptia* (Lepmia) Fairchild: redescription of females and description of a male (Diptera: Tabanidae: Pangoniinae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 98(6): 757-760.
- Cóscaron, S., Papavero, N. (2009). Catalogue of Neotropical Diptera. Tabanidae. *Neotropical Diptera*. 16. 1 – 199.
- Fairchild, G.B. (1969). Notes on Neotropical Tabanidae XII. Classification and distribution, with keys to genera and subgenera. *Arquivos de Zoologia*. 17, 199-255.
- Goloboff, P. (1993). Estimating Character Weights During Tree Search. *Cladistics*. 9, 83–91.
- P.A.Goloboff, J.S. Farris; K.C. Nixon (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774–786.
- Griffiths, G.C.D. (1994). Relationships among the major subgroups of Brachycera (Diptera): a critical review. *The Canadian Entomologist* 126, 861-880.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. (2005). *Evolution of Insects*. Cambridge University Press.
- Iide, P. (1989). Estudos sobre os Scionini neotropicais do gênero *Fidena* – O subgênero *Leptofidena* – (Diptera, Tabanidae, Pangoniinae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 84IV: 267-273.

- Iwata, K. & Nagatomi, A. (1976). Female terminalia of Tabanidae (Diptera) from Japan. *Japanese Journal of Sanitary Zoology*. 27, 83–89.
- Kerr P. (2010). Phylogeny and classification of Rhagionidae, with implications for Tabanomorpha (Diptera: Brachycera). *Zootaxa*. 2592:1-133
- Lessard, B. (2014). Revision of the austral horse fly Tribe Scionini (Diptera: Tabanidae). *Austral Entomology*. 53: 203 – 239.
- Lessard, B.D.; Cameron, S.L.; Bayless, K.M.; Wiegmann, B.M.; Yeates, D.K. (2013). The evolution and biogeography of the austral horse fly tribe Scionini (Diptera: Tabanidae: Pangoniinae) inferred from multiple mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 68(3), 516 – 540.
- Lessard, B, D., Yeates, D, K. (2012). Anzomyia (Diptera: Tabanidae: Pangoniinae: Scionini): a new genus of Australian and New Zeland hors fly, including the description of three new species. *Insects Systematics & Evolution*. 34. 101 – 116.
- Lutz, A. (1913). Sobre a Sistemática dos tabanídeos, família Tabanidae. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 45, 163–168.
- Mackerras, I.M. (1954). The classification and distribution of Tabanidae (Diptera). I. General Review. *Australian Journal of Zoology*. 2, 431–454.
- Mackerras, I.M., Spratt, D.M., Yeates, D.K. (2008). Revision of the horse fly genera *Lissimas* and *Cydistomyia* (Diptera: Tabanidae: Diachlorini) of Australia. *Zootaxa*. 1886, 1–80.
- McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R.& Wood, D.M. (coordinators). (1981). Manual of Nearctic Diptera. Volume I. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, 9–63.
- Morita, S. (2008). A phylogeny of long-tongued horse flies (Diptera: Tabanidae: *Philoliche*) with the first cladistic review of higher relationships within the family. *Invertebrate Systematics*, 22, 311–327.
- Mullens, B.A. (2009). Horse Flies and Deer Flies (Tabanidae). In: Mullens, G., & Durde, L., *Medical and Veterinary Entomology*, Second Edition. 254–267.

- Nixon, K.C. (2002). *Winclada (BETA) ver 1.0000*. Published by the author, Ithaca, NY.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (1993). On outgroups. *Cladistics*, 9: 413–426.
- Oldroyd, H. (1949). The Diptera of the Territory of New Guinea. XIV. Family Tabanidae. Part III. Tabaninae. *Procedures of Linnaean Society*. 73, 304–361.
- Pape, T., Pont, A.C., & Thompson, F.C (2010). *Systema Dipterorum*, Version 1.0.
<http://www.diptera.org/>, acesso em 18/02/2014.
- Pechuman, L.L., & Teskey, H.J. (1989). Tabanidae. In: McAlpine, J.F. (ed.) *Manual of Nearctic Diptera. Volume I*. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, 462–468.
- Santos, C.M.D. (2008). *Biogeografia cladística aplicada à evolução biogeográfica dos Tabanomorpha (Diptera, Brachycera)*. Tese de doutoramento apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, 274p.
- Sinclair, B.J. (1992). A phylogenetic interpretation of Brachycera (Diptera) based on the larval mandible and associated mouthpart structures. *Systematic Entomology*, 17, 233–252.
- Sinclair, B.J. (1994). Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera – Lower Brachycera. *Entomologica Scandinavica*, 24, 407–432.
- Stuckenberg, B.R. (1999). Antennal evolution in the Brachycera (Diptera), with a reassessment of terminology relating to the flagellum. *Studia dipterologica*. 6, 33–48.
- Stuckenberg, B.R. (2001). Pruning the tree: a critical review of classifications of the Homeodactyla (Diptera, Brachycera), with new perspectives and an alternative classification. *Studia Dipterologica*, 8, 3–42.
- 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., Schmitt-Ott, U., Kampmeier, G.E., Thompson, F.C., Grimaldi, D.A., Beckenback, A.T., Courtney, G.W., Friedrich, M., Meier, R., Yates, D.K.

- (2011). Episodic Radiations in the Fly Tree of Life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 5590–5695.
- Wiegmann, B.M., Tsaur, S.C., Webb, D.W. & Yeates, D.K. (2000). Monophyly and the relationships of the Tabanomorpha (Diptera, Brachycera) based on 28S ribosomal gene sequences. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 1031–1038.
- Woodley, N. E. (1989). Phylogeny and classification of the "orthorrhaphous" Brachycera. In: McAlpine, J.F. (ed.) *Manual of Nearctic Diptera. Volume III*. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, 1371–1395.
- Yeates, D.K. (2002). Relationships of the Lower Brachycera (Diptera): A quantitative synthesis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 31, 105–121.
- Yeates, D.K. & Wiegmann, B.M. (2005). *The evolutionary biology of flies*. Columbia University Press.
- Zloty, J.; Sinclair, B.J. & Pritchard, G. (2005). Discovered in ou backyard: a new genus and species of a new family from the Rocky Mountains of North America (Diptera, Tabanomorpha). *Systematic Entomology*, 30: 248-266.

6. ANEXO

Manuscrito em preparação para publicação no periódico Zootaxa

Head morphology of Pangoniinae (Diptera: Tabanidae) with emphasis on the tribe Scionini

Head morphology of Pangoniinae (Diptera: Tabanidae) with emphasis on the tribe Scionini¹

Daniel D.D. Carmo^{1*}, Eduardo A. B. Almeida¹ & Charles Morphy D. Santos²

1 - Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto. Avenida Bandeirantes, 3900, CEP 14040-901, Ribeirão Preto-SP, Brazil.

2 - Universidade Federal do ABC, Centro de Ciências Naturais e Humanas. Rua Santa Adélia, 166, Bairro Bangu, CEP 09210-170, Santo André-SP, Brazil.

** Correspondence author. E-mail: dandorndias@gmail.com.*

Abstract

Herein we present a comparative study of the adult head morphology of the Pangoniinae (Diptera: Tabanidae), emphasizing the variation present in the tribe Scionini. In the Pangoniinae, the remarkable variation in head parts is an important source of characters useful in morphological studies about the taxonomy and phylogenetic relationships among the species of this subfamily. Electron micrographs show a distinct concavity in the second palpomere of some Pangoniinae species, indicating a possible sensorial function that may relate to the search for food or mates. The winding of the apical portion of the labium of *Fidena* Walker, 1850, which suggests the ability of movement of the structure during feeding, is also described for the first time. The head of the specimens analyzed were illustrated and the relevant structures pointed out.

Keywords: comparative morphology, head capsule, horse flies, mouthparts, second palpomere, systematics.

Introduction

Tabanidae is the largest family within the infraorder Tabanomorpha, with ca. 4450 valid described species (Pape & Thompson 2010), distributed in all of the biogeographical regions. Its monophyly is supported both by morphological (Yeates 2002) and molecular data (Wiegmann *et al.* 2000). Most female tabanids are hematophagous, and

¹ *Manuscrito em preparação para publicação no periódico Zootaxa.*

a number of species are important pollinators (Pechuman & Teskey 1989; Johnson & Steiner 1997; Mackerras *et al.* 2008; Morita 2008). Some tabanid flies are vectors of diseases caused by bacteria, viruses, and protists, as the *Loa loa* filariasis, tularemia, and some equine trypanosomiasis (Barros 2003; Mullens 2009). Larvae are known to be predatory (Burger 2009).

According to the classificatory proposal by Mackerras (1954), the Tabanidae comprise the subfamilies Chrysopsinae, Tabaninae, Sepsidinae, and Pangoniinae. Despite the fact Mackerras did not base his taxonomic proposals on formal phylogenetic analyses, such division is largely accepted to this day (Pechuman & Teskey 1989; Burger 2009), often excluding the Sepsidinae, which is considered by some authors as a subgroup of the Pangoniinae (*e.g.*, Cóscaron & Papavero 2009).

The present paper focuses on the subfamily Pangoninae, which is subdivided into the following tribes: Pangoniini, Mycteromyiini, Phylolichini, Sepsini, and Scionini (Morita 2008; Cóscaron & Papavero 2009). Herein, we provide particular emphasis to the tribe Scionini, a taxon comprising 277 valid species classified into six genera, four of them exclusively Neotropical (*Caenopangonia* Kroeber, 1930, *Fidena* Walker, 1850, *Pityocera* Giglio-Tos, 1896, and *Scione* Walker, 1850). *Scaptia* Walker, 1850 is distributed in both Neotropical and Australian Regions (Amorim *et al.* 2009), and *Goniops* Aldrich, 1892 is endemic to the Nearctic Region (Fairchild 1969; Pape & Thompson 2010). Lessard *et al.* (2013) presented the first phylogenetic analysis for Scionini, based on molecular characters from five gene loci. According to them the tribe is as a monophyletic group, when excluding *Goniops*, portrayed by the results of Lessard *et al.* as more closely related to the Phylolichini than to the remaining Scionini.

Morphological analyses of the genera of Pangoniinae are scarce and limited to subgenera or to limited number of species. No specific treatment has been given to the head morphology in comparative analyses previously published (*e.g.*, Iide 1989; Cóscaron & Iide 2003), despite the demonstrated importance of this tagma as source of phylogenetic characters in various groups of insects (Beutel & Vilhelmsen 2007; Beutel & Baum 2008; Dressler & Beutel 2010), including Diptera (Sinclair 1992; Stuckenberg 1999). In regard to the family Tabanidae, McKeever & French (1999) presented a study of mouthparts, used as the basis for the phylogenetic analysis conducted by Fang *et al.* (1999). In those works, however, no detailed treatments of the genera of Pangoniinae were conducted. The lack of well-described diagnostic morphological characters hinders

progresses in the systematics and taxonomy of Pangoninae, in particular, and of Tabanidae, as a whole.

The main aim of the present paper is to provide comparative descriptions of external head structures of the groups of Pangoniinae, emphasizing the morphological variation encountered when comparing the adults of Scionini. This initial descriptive stage was used as the basis for a discussion of possible scenarios for the evolution of some of the head parts present in the species of the tribe.

Material and Methods

The material examined in this study is listed in Table 1. The specimens were dissected, the heads removed and then treated with KOH 10% at a temperature of 90°C for two hours. Then, the heads were transferred to a solution of H₂O₂ 3% at the same temperature, for approximately 10 minutes. The heads of both dry and dissected specimens were illustrated using a stereomicroscope Leica M205C with a drawing tube attached. Additionally, the palpi of some species were observed with scanning electron micrograph.

The morphological terminology used here follows Bonhag (1951), McAlpine (1989) and Cóscaron & Papavero (2009). Abbreviations used in figures are: "ant tent arm"—anterior tentorial arm; "**clp**"—clypeus; "**dorsal tent arm**"—dorsal tentorial arm; "**gn**"—gena; "**lb**"—labium; "**lbl**"—labellum; "**lbr**"—labrum; "**mx**"—maxilla; "**mx plp**"—maxillary palpus; "**md**"—mandible; "**ped**"—pedicel; "**scp**"—scape; "**vrt**"—vertex.

Results

Head capsule

The ocellar tubercle is well developed in the Pangoniinae, with very conspicuous ocelli. This condition is also observed in the subfamily Chrysopsinae. The absence of an ocellar tubercle is shared with the Tabaninae (Figure 1). The presence of the ocellar tubercle is widespread may be observed in the Pangoniinae tribes, but divergences are

seen in the Philolichini, where the ocellar tubercle is reduced, not rarely without ocelli. An exception is seen in the genus *Buplex* Austen, 1920 (Mackerras, 1954).

A very remarkable shining callus is present in all the Tabanidae subfamilies, with great variation among the tribes (e.g., Figs 2–4). In the Pangoniinae the callus is seen in the Philolichini and in the Pangoniini. In the vast majority of the Scionini, with the exception of some *Fidena*, there is no remarkable shining callus.

Compound eyes

The pilosity of the eyes has great variation within the tabanid subfamilies. However, all the Scionini has highly pilose compound eyes, except *Caenopangonia* (Figs 5, 6). This genus is also different regarding sexual dimorphism; males of Scionini, except *Caenopangonia* species, usually possess holoptic eyes, whereas females are dichoptic (Cóscaron & Papavero 2009).

Antennae

In the subfamilies Tabaninae and Chrysopsinae the antennal flagellum is composed by a basal plate plus four flagellomeres (Cóscaron & Papavero 2009; Figs 2–4). In the Pangoniinae (Figs 7–17) the antennae is very similar to the *Bauplan* of Tabanomorpha, with a flagellum divided in seven or eight flagellomeres (Woodley 1989; Stuckenberg 1999), and approximately the same size and form. An aberrant variation of this condition can be found in *Pityocera*. Despite the number of flagellomeres is still conserved, all of them have projections (Figs 10, 11). An exception is seen in the subgenus *Pityocera* (*Pseudoellaphela*) (e.g., *Pityocera nana*, *Pityocera nigribasis*, and *Pityocera patellicornis*), where the projections are absent except by distinct marks on the first flagellomere (Fig. 19). The number of flagellomeres is reduced to 4 only in the genus *Caenopangonia* (Figs 5, 6).

Mouthparts

The majority of the Tabanidae genera have an elongated proboscis, composed by the labium, a pair of blade-like mandibles (seen only in the female and related with hematophagous habits), hypopharynx, labrum, and a pair of blade-like maxillae (Fig. 1; Bonhag 1951; McKeever & French 1999).

The Pangoniinae as a whole have a proboscis more elongated than in other tabanid group. The the proboscis is particularly long in the following Scionini genera:

Fidena, *Scione* and *Pityocera*. In the tribe Philolichini, the same is observed in some of the Afrotropical *Phyloliche* species. The proboscis length may sometimes reach twice the head height, in the aforementioned Scionini genera, or be even greater than the whole body of the specimen in *Phyloliche* (Fig. 20). In these groups the clypeus is strongly projected forward and the labella is very thin and slender, contrasting with the broader structure observed in *Scaptia*, *Caenopangonia*, *Goniops*, and in the other tribes and subfamilies of Tabanidae (Figs 2–4). In *Fidena* the internal margin of the very elongated labium coils itself inside the prominent clypeus (Fig. 1B,C). This condition might be present in other groups with an elongated proboscis and is related to the movement of the labium during feeding.

The palpi of Tabanidae species are generally two-segmented. This pattern is conserved in the Pangoniinae here analyzed and in the tribe Scionini, where the second palpomere is much longer than the first in *Scaptia*, *Goniops*, and *Caenopangonia*. In *Fidena*, *Scione* and *Pityocera*, both palpomeres are comparable in length, despite some slight variation in some *Fidena*.

One distinctive feature of some Pangoniinae is the presence of a depression in the second palpomere. Such concavity is seen in some Pangoniini genera as *Esenbeckia* Rondani, 1863 (Fig. 14), *Pangonius* Latreille, 1802 (Mackerras 1955) and in the Australian genus *Austroplex* Mackerras, 1955 (Mackerras 1955). In Scionini this depression is observed in the genera *Fidena*, *Scione*, *Pityocera* and *Scaptia* (Figs. 7–12) but not in *Goniops* and *Caenopangonia* (Figs. 3, 4, 15).

Scanning electron micrographs (SEM) of the palpi indicates that it possess some sort of specialization, possibly related with feeding habits (Figs. 21–24). In *Fidena*, *Scione*, and *Pityocera*, it is also possible to observe sexual dimorphism, with the palpus length being longer in the female. The difference between male and female could be related with the hematophagous habit, observed in several groups of Tabanidae (Pechuman & Tuskey 1989; McKeever & French 1999; Morita 2008).

The families within the infraorder Tabanomorpha, including the horse-flies, share a bulbous clypeus. However, this condition is modified in *Fidena*, *Scione*, *Pityocera* and some *Phyloliche* Wiedemann, 1820 (e.g. *Phyloliche varipes*, Fig. 20), in which the clypeus is elongated forwardly, resembling a beak (Figs. 7–11 and 20). As in other tabanids, the mandibles are developed in the females of Pangoniinae species, but absent in the males. In *Scopsis* Walker, 1850, the bucal apparatus is reduced.

A character of striking importance to the identification of Tabanidae subgroups is the pollinosity present in some structures. This feature resembles a thin layer of dust, which seems to be produced by the organism and settled down over the integument. In Scionini, the pollinosity of the clypeus is essential to the identification of some species of *Fidena* (Fig. 25; Dr. I.S.Gorayeb, pers. comm.;). The pollinosity of the clypeus may vary in color, from white to dark hues, and in range, occupying from just some areas, like a small triangle below the antennae or the lateral portion of the clypeus, to the whole structure. The mechanism of secretion of this substance and its function, if there is any, remain to be elucidated.

Discussion

The head of Scionini presents remarkable features, such as the elongate clypeus and the long proboscis. Much of these features might be related with the biology of visiting flowers, as recorded for the Afrotropical Philolichini (Morita 2008). For some authors, the elongate proboscis is the plesiomorphic condition within Tabanidae and the Pangoniinae would have been the first tabanid lineage to differentiate from the common ancestor of the family (Mackerras 1954; Lessard *et al.* 2013). In the groups with an elongated proboscis, the long labium probably represents an obstacle to the blood feeding habit. As observed by Morita (2008), in *Philoliche*, the labium folds itself exposing the biting parts during the blood meals. In Figure 1, it is possible to observe that the posterior extremity of the labium in *Fidena* coils itself within the elongated clypeus. This condition is also probably related with the labium movement during the blood-sucking process. The differences in the mechanism of movement between the labium of *Fidena* and *Philoliche*, and the winding of the labium inside the clypeus of *Fidena* has already been suggested by Fairchild, as pointed out by Mackerras (1955: p.489):

“Fairchild has called my attention to the fact that the labium in Fidena can be coiled within the head capsule, to bring the shorter piercing parts into action, whereas in the Afrotropical Philoliche it is bent aside for this purpose (p.504). This character may be of considerable phylogenetic importance, but I have not been able to use it satisfactorily for ordinary systematic purposes.”

The differences observed in the movement mechanism of the labium when comparing *Fidena* and *Philoliche* suggests that despite the similarity of the mouthparts in the two groups, the structures are probably not homologous. This information should serve as a cautionary note for future phylogenetic research using characters from the labium morphology of Scionini.

Fidena, *Scione*, and *Pityocera* have very similar head morphologies, except for the aberrant antennae found in most of the *Pityocera*. This is consonant with phylogenetic hypotheses that place these groups as closely related (Lessard *et al.* 2013; Carmo, *in prep.*). In the second palpomere, some groups of Pangoniinae present a very distinct concavity. This depression, despite apparent in published illustrations and descriptions, has never received much attention (*e.g.*, Cóscaron & Papavero 2009; Iide 1989; Lessard & Yeates 2012). Here, this structure was described in detail for the first time. It is present in the following Scionini genera: *Fidena*, *Pityocera* and *Scione*, as well as in the Pangoniini genera *Esenbeckia*, *Pangonius*, and *Austroplex*. In Philolichini, under the stereomicroscope, a differentiated region was visible in the second palpomere. However, under the electron microscope, the region reveals to be an agglomerate of ridges, certainly not homologous to the condition present in Pangonini and Scionini.

The SEM images make it clear that the concavity on the second palpomere has different degrees of specialization in the groups in which it was observed. *Fidena* has obvious sexual dimorphism concerning the types of seta seen in the palpi of male and female. The palpi of *Fidena* females possess bristles forming a comb-like structure, whereas in the male of *Fidena longipalpis*, the setae form different kinds of agglomerates (Fig. 22). The two kinds of setae observed in the male specimen are very similar with chaetic and basiconic sensilla (Fig. 23D), as reported by Schubert & Schötinzer (1993), Chapman (1998), Smallegange *et al.* (2008), and Zang *et al.* (2011). The sensilla are related with chemoreception in a large variety of insects, such as Tephritidae (Zang *et al.* 2011), Muscidae (Smallegange *et al.* 2008) and bees (Schubert & Schötinzer 1993). The chemoreceptor nature of those setae could be related with the search for a mate or with the difference of feeding habits between male and female, thus helping the male to find food. Further studies are necessary to determine if the observed setae are indeed sensillae, and to elucidate its function.

In the palpi of *Esenbeckia*, setae are distributed into a uniform arrangement and are directed similarly (Fig. 21A). In this genus, a specialized region can be seen at the

basis of the second palpomere. There, the setae are distributed on a net-like arrangement, and pollen grains are abundantly attached to the net of setae (fig 21D).

The pattern observed in the palpi of *Scione* and *Pityocera* female specimens (Figs 23, 24) resembles that seen in the palpi of the male *Fidena longipalpis*.

References

- Amorim, D.S.; Santos, C.M.D. & Oliveira, S.S. 2009. Allochronic taxa as an alternative model to explain circumantartic disjunctions. *Systematic Entomology*, 34, 2-9.
- Barros, A.T.M., Foil, L.D., Vazques, S.A.S. 2003. Mutucas (Diptera: Tabanidae) do Pantanal: Abundância relativa e sazonalidade na sub-região de Nhecolândia. *Embrapa, Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento*, 48, 1–20.
- Beutel, R.G. & Baum, E. 2008. A longstanding entomological problem finally solved? Head morphology of *Nannochorista* (Mecoptera, Insecta) and possible phylogenetic implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46(6), 346–367.
- Beutel, R.G. & Vilhelmsen, L.B. 2007. Head anatomy of Xyelidae (Hexapoda: Hymenoptera) and phylogenetic implications. *Organisms, Diversity & Evolution*, 7, 207–230.
- Bonhag, P, F. 1951. The skeleton-muscular mechanism of a horsefly (Diptera: Tabanidae). *Transactions of the American Entomological Society*. 77(2), 131 – 202.
- Burger, J.F. 2009. Tabanidae (Horse Flies, Deer Flies, Tabanos). In: Brown (ed) *Manual of Central American Diptera*. Volume I. NRC Canada, Ottawa, 495–507.
- Chapman, R.F. 1998. Chemoreception. In: *The Insects: structure and function*. Fourth edition, 24, 636 – 654.

- Cóscaron, S., Iide, P., 2003. The subgenus *Scaptia* (*Lepmia*) Fairchild: Redescription of females and description of a male (Diptera: Tabanidae: Pangoniinae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 68, 757–760.
- Cóscaron, S., Papavero, N., 2009. Catalogue of Neotropical Diptera. Tabanidae. *Neotropical Diptera*, 16, 1–199.
- Dressler, C. & Beutel, R.G. 2010. The morphology and evolution of the adult head of Adephaga (Insecta: Coleoptera). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 68(2), 239–287.
- Fairchild, G.B. 1969. Notes on Neotropical Tabanidae XII. Classification and distribution, with keys to genera and subgenera. *Arquivos de Zoologia*, 17, 199–255.
- Fang, G.G., McKeever, S., French, F.E. 1999. Cladistic analysis of tabanids (Diptera: Tabanidae) using microscopic characters of the mouthparts. In: Burger, J. F. (ed). *Contributions to the Knowledge of Diptera: A Collection of articles on Diptera commemorating life and work of Graham B. Fairchild. Memoirs on Entomology International*.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E., 1997. Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution*, 51(1), 45 – 53.
- Lessard, B.D.; Cameron, S.L.; Bayless, K.M.; Wiegmann, B.M.; Yeates, D.K. 2013. The evolution and biogeography of the austral horse fly tribe Scionini (Diptera: Tabanidae: Pangoniinae) inferred from multiple mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 68(3), 516 – 540.
- Lessard, B.D., Yeates, D.K. 2012. *Anzomyia* (Diptera: Tabanidae: Pangoniinae: Scionini): a new genus of Australian and New Zealand horse fly, including the description of three new species. *Insect Systematic and Evolution*. 43. 101 – 106.
- Mackerras, I.M. 1954 The classification and distribution of Tabanidae (Diptera). I. General Review. *Australian Journal of Zoology*, 2, 431–454.
- Mackerras, I.M. 1955 The classification and distribution of Tabanidae (Diptera).II. Subfamily Pangoniinae. General Review. *Australian Journal of Zoology*, 2, 439–511.
- Mackerras, I.M., Spratt, D.M., Yeates, D.K. 2008. Revision of the horse fly genera *Lissimas* and *Cydistomyia* (Diptera: Tabanidae: Diachlorini) of Australia. *Zootaxa*. 1886, 1–80.

- McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators) 1981. Manual of Nearctic Diptera. Volume I. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, 9–63.
- McKeever, S., French, F.E. 1999. Comparative study of adult mouthparts of fifty-two species representing thirty genera of Tabanidae (Diptera). *In*: Burger, J. F. (ed). Contributions to the Knowledge of Diptera: A Collection of articles on Diptera commemorating life and work of Graham B. Fairchild. Memoirs on Entomology International. Morita, S. 2008. A phylogeny of long-tongued horse flies (Diptera: Tabanidae: *Philolich*) with the first cladistic review of higher relationships within the family. *Invertebrate Systematics*, 22, 311–327.
- Mullens, B.A. 2009. Horse flies and deer flies (Tabanidae). *In*: Mullen, G., & Durde, L., Medical and Veterinary Entomology, Second Edition. 254–267.
- Pape, T., Pont, A.C., & Thompson, F.C. 2010. Systema Dipteriorum, Version 1.0. <http://www.diptera.org/>, acesso em 22/10/2011.
- Pechuman, L.L., & Teskey, H.J. 1989. Tabanidae. *In*: McAlpine, J.F. (ed.) Manual of Nearctic Diptera. Volume I. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, 462–468.
- Schuberth, J., & Schönlitzer, K. 1993. Vergleichende morphologie der fovea facialis und der stirnseitendrüse bei Apoidea und Sphecidae. *Linzer biologische Beiträge*. 25(1), 205–277.
- Sinclair, B.J. 1992. A phylogenetic interpretation of Brachycera (Diptera) based on the larval mandible and associated mouthpart structures. *Systematic Entomology*, 17, 233–252.
- Smallegange, R.C., Kelling, F.J., Den Otter, C.J. 2008. Types and numbers of sensilla on antennae and maxillary palps of small and large houseflies, *Musca domestica* (Diptera, Muscidae). *Microscopy Research and Technique*, 71, 880–886.
- Stuckenberg, B.R. 1999. Antennal evolution in the Brachycera (Diptera), with a reassessment of terminology relating to the flagellum. *Studia Dipterologica*, 6, 33–48.
- Wiegmann, B.M., Tsaur, S.C., Webb, D.W. & Yeates, D.K. 2000. Monophyly and the relationships of the Tabanomorpha (Diptera, Brachycera) based on 28S ribosomal gene sequences. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 1031–1038.

- Woodley, N. E. 1989. Phylogeny and classification of the "orthorrhaphous" Brachycera. In: McAlpine, J.F. (ed.) *Manual of Nearctic Diptera*. Volume III. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, 1371–1395.
- Yeates, D.K. 2002. Relationships of the Lower Brachycera (Diptera): A quantitative synthesis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 31, 105–121.
- Zang, G., Hull-Sanders, H., Hu, F., Dou, W., Niu, J.Z., Wang, J.J. 2011. Morphological characterization and distribution of sensilla on maxillary palpi of six *Bactrocera* fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist*, 94(3), 379–388.

Table 1. Material examined.

Species	Subfamily	Tribe	Gender
<i>Acanthocera tenuicornis</i> (Lutz, 1915) MZUSP	Tabaninae	Diachlorini	Male
<i>Acanthocera anacantha</i> (Lutz & Neiva, 1915 in Lutz, 1915). ♀. MZUSP	Tabaninae	Diachlorini	female
<i>Caenopangonyia hirtipalpis</i> (Bigot, 1892). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Caenopangonyia brevirostris</i> (Philipp, 1865). ♂. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Chrysops geminatus</i> (Wiedemann, 1828). ♀. MZUSP	Chrysopsinae	Chrysopsini	female
<i>Chrysops delicatulus</i> (Osten Sacken, 1875). ♀. MZUSP	Chrysopsinae	Chrysopsini	female
<i>Esenbeckia esenbeckii</i> (Wiedeman, 1830). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Pangoniini	female
<i>Esenbeckia illota</i> (Williston, 1901). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Pangoniini	female
<i>Fidena erytronotata</i> . ♀. (Bigot, 1892)	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Fidena flavicrinis</i> (Lutz, 1909). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Fidena freemani</i> (Barreto, 1957). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Fidena leonina</i> (Lutz, 1909). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Fidena longipalpis</i> (Enderlein, 1925). ♀.	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Fidena longipalpis</i> (Ederlein, 1925). ♂.	Pangoniinae	Scionini	male
<i>Fidena nigripes</i> (Roder, 1886). ♀.	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Fidena sorbens</i> (Wiedemann, 1828). ♀.	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Goniops chrysocoma</i> (Osten Sacken, 1875). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Philoliche flavipes</i> (Macquart, 1838). ♀. NMNH	Pangoniinae	Philolichini	female
<i>Philoliche varipes</i> (Ricardo, 1911). ♀. NMNH	Pangoniinae	Philolichini	female
<i>Pityocera festai</i> (Giglio-Tos, 1896). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Pityocera festai</i> (Giglio-Tos, 1896). ♂. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	male
<i>Pityocera nana</i> (Walker, 1850). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Poeciloderas</i> sp. (Lutz, 1921) ♀. MZUSP	Tabaninae	Tabanini	fe male
<i>Poeciloderas quadripunctatus</i> (Fabricius, 1805). ♀. MZUSP	Tabaninae	Tabanini	fe male
<i>Poeciloderas quadripunctatus</i> (Fabricius, 1805).	Tabaninae	Tabanini	male

♂. MZUSP			
<i>Protodasyapha</i> sp. (Enderlein, 1922) ♀. MZUSP	Pangoniinae	Pangoniini	female
<i>Scaptia lata</i> (Guérin-Méneville, 1838). ♀ . MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Scaptia rufa</i> (Macquart, 1838). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Scaptia rufa</i> (Macquart, 1838). ♂. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	male
<i>Scaptia rubriventris</i> (Kröeber, 1930). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Scaptia rubriventris</i> (Kröeber, 1930). ♂. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	male
<i>Scepsis nivalis</i> (Walker, 1850). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scepsini	female
<i>Scione aurulans</i> (Wiedemann, 1830). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Scione brevistriga</i> (Enderlein, 1925). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Scione fulva</i> (Ricardo, 1902). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	female
<i>Scione fulva</i> (Ricardo, 1902). ♂. MZUSP	Pangoniinae	Scionini	male
<i>Stonemyia rasa</i> (Loew, 1869). ♂. MZUSP	Pangoniinae	Pangoniini	male
<i>Stonemyia tranquilla</i> (Osten Sacken, 1875). ♀. MZUSP	Pangoniinae	Pangoniini	female
<i>Stonemyia tranquilla</i> (Osten Sacken, 1875). ♂. MZUSP	Pangoniinae	Pangoniini	male

Figure Captions

Figure 1. Tentoria of the head of Tabanidae. A: *Tabanus* sp; B: *Fidena nigripes* Roder, 1886.

Figure 2. Head of Tabanidae. A, B—*Poeciloderas quadripunctatus* Fabricius, 1805, female. A: lateral view; B: anterior view. C, D—*Poeciloderas* sp., female; C: lateral view; D: anterior view.

Figure 3. Head of Tabanidae. A, B—*Chrysops germinatus*, Wiedemann, 1828, female; A: lateral view; B: anterior view. C, D—Female of *Chrysops delicatus*, Osten Sacken, 1875, female; C: lateral view; D: anterior view.

Figure 4. Head of Tabanidae. A, B—*Acanthocera anacantha*, Lutz & Neiva, 1915, female; A: lateral view; B: anterior view. C, D—*Acanthocera tenuicornis*, Lutz, 1915 female; C: lateral view; D: anterior view.

Figure 5. Head of *Caenopangonia hirtipalpis*, Bigot, 1892 female. A: lateral view; B: anterior view.

Figure 6. Head of *Caenopangonia brevirostris*, Philippi, 1892, female. A—lateral view. B— anterior view.

Figure 7. Head of *Fidena flavicrinis*, Lutz, 1909, female; A: lateral view; B: anterior view.

Figure 8. Head of *Fidena freemani*, Barreto, 1957, female; A: lateral view; B: anterior view.

Figure 9. Head of *Pityocera* sp, female; A: lateral view; B: anterior view.

Figure 10. Head of *Scione brevistriga*, Enderlein, 1925, female; A: lateral view; B: anterior view.

Figure 11. Head of *Scione aurulans*, Wiedemann, 1850, female; A: lateral view; B: anterior view.

Figure 12. Head of Tabanidae. A, B—*Scaptia lata*, Guéron-Méneville, 1828, female; A: lateral view; B: anterior view. C, D—*Scaptia rufa*, Macquart, 1838, female; C: lateral view; D: anterior view.

Figure 13. Head of Tabanidae. A, B—*Protodasyapha* sp.; A: lateral view; B: anterior view. C, D—*Scepsis nivalis*; Walker, 1850, C: lateral view; D: anterior view.

Figure 14. Head of Tabanidae. A, B—*Goniops chrysocoma*, Osten Sacken, 1875, male; A: lateral view; B: anterior view.

Figure 15. Head of Tabanidae. A, B—*Esenbeckia illota*; Williston, 1901, A: lateral view; B: anterior view. C, D—*Esenbeckia esenbeckii*; Wiedemann, 1830, C: lateral view; D: anterior view.

Figure 16. Head of Tabanidae. A, B—*Philoliche flavipes*; Macquart, 1838, A: lateral view; B: anterior view. C, D—*Philoliche rubramarginata*; Macquart, 1855, C: lateral view; D: anterior view.

Figure 17. Head of *Pityocera cervus*; Wiedemann, 1828, A: lateral view; B: anterior view.

Figure 18. Head of *Pityocera festai*, Giglio-Tos, 1896: A: lateral view; B: anterior view.

Figure 19. Head of Tabanidae. A, B—*Stonemyia tranquilla*, Osten Sacken, 1875; A: lateral view; B: anterior view. C, D—*Stonemyia rasa*, Loew, 1869; C: lateral view; D: anterior view.

Figure 20. Head of *Philoliche varipes* Ricardo, 1911..

Figure 21. Scanning electron micrographs (SEM's) from the second palpomere of a female of *Esenbeckia* sp. Note the pollen grains on figures B and C.

Figure 22. Scanning electron micrographs (SEM's) of the second palpomere of *Fidena*. A: *Fidena nigripes*, Roder, 1886 female; B: *Fidena longipalpis*, Enderlein, 1925, female; C: *Fidena erytronotata*, Bigot, 1892, female; D: *Fidena longipalpis*, male; the arrow indicates what could be a basiconic sensilla.

Figure 23. Scanning electron micrographs from the second palpomere of *Pityocera* sp., female.

Figure 24. Scanning electron micrographs from the second palpomere of *Scione fulva*, Ricardo, 1902, female.

Figure 25. Clypeus pollinosity in Scionini (Tabanidae: Pangoniinae). A: *Fidena flavicrinis*, Lutz, 1909, female, clypeus whole pollinose; B: *Fidena leonina*, Lutz, 1909, female, shining clypeus, without pollinosity; C: *Fidena longipalpis*, Enderlein, 1925, female, clypeus pollinose with a shining stripe on the latera; D: *Fidena sorbens*, Wiedemann, 1886, female, shining clypeus, with a pollinose stripe on the dorsal surface; E: *Pityocera* sp., female, clypeus whole pollinose; F: *Scione brevistriga*, Enderlein, 1925, female, clypeus whole pollinose.

Figure 2

Figure 3

Figure 4

A

B

Figure 5

Figure 6

Figure 7

Figure 8

Figure 9

Figure 10

Figure 11

Figure 12

Figure 13

Figure 14

Figure 15

Figure 16

Figure 17

Figure 18

Figure 19

Figure 20

Figure 21

Figure 22

Figure 23

Figure 24

Figure 25