

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
MUSEU DE ZOOLOGIA

Michelle Marrie Novais Vicente

**REVISÃO TAXONÔMICA DAS ESPÉCIES NEOTROPICAIS DO GÊNERO
Chaoborus LICHTENSTEIN, 1800 (DIPTERA: CHAOBORIDAE)**

**Taxonomic review of the Neotropical species of the genus *Chaoborus* Lichtenstein, 1800 (Diptera:
Chaoboridae)**

São Paulo

2019

Michelle Marrie Novais Vicente

**REVISÃO TAXONÔMICA DAS ESPÉCIES NEOTROPICAIS DO GÊNERO
Chaoborus LICHTENSTEIN, 1800 (DIPTERA: CHAOBORIDAE)**

**Taxonomic review of the Neotropical species of the genus *Chaoborus* Lichtenstein, 1800 (Diptera:
Chaoboridae)**

Dissertação apresentada ao Museu de Zoologia da
Universidade de São Paulo para obtenção do
Título de Mestre em Ciências (Sistemática,
Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Orientador: Prof. Dr. Carlos José Einicker Lamas

Co-orientador: Prof. Dra. Maria Virginia Urso-Guimarães

São Paulo

2019

ABSTRACTS

Chaoborus Lichtenstein (Diptera: Chaoboridae) is a genus of midges with 44 known species, of which only 13 occurs in Neotropical Region. The adults are very delicate and fragile, usually whitish, yellowish or brownish to grayish, known in Anglophone countries as phantom midges. The sexual dimorphism is easily recognized, as males have long body, transparent, enlarged globular pedicel, plumose antenna while females are shorter, broad, because of the eggs in your abdomen, have small globular pedicel and antenna merely setose. The last studies about the Neotropical species are from the 50's and the descriptions, identification keys and geographic records are not informative, motivating this taxonomic revision. Immature stages of chaoborids, especially the planktonic larvae, are known for predatory habits in the water column where they migrate vertically, acting on the population control of prey in lentic aquatic environments - from pools to reservoirs. In this study, four new species are described, 13 species are redescribed and illustrations of abdomen, thorax, male terminalia, habitus of male and female are presented. Distribution maps of each species and an identification key were updated.

Keywords: Taxonomy. *Chaoborus*. Neotropical Region. Lentic Aquatic Environment. Aquatic Insect.

RESUMO

Chaoborus Lichtenstein (Diptera: Chaoboridae) é um gênero de mosquitos com 44 espécies descritas, das quais 13 ocorrem na região Neotropical. Os adultos são frágeis e delicados, às vezes pouco pigmentados variando entre esbranquiçados, amarelados, acastanhados e acinzentados, sendo conhecidos em países anglófonos como “*phanton midges*”. Possuem dimorfismo sexual facilmente reconhecido, pois os machos possuem corpos alongados e transparentes, pedicelos largos e antena plumosa e as fêmeas são menores e mais robustas, devido à presença de ovos em seu abdome, pedicelos globosos, pequenos e antenas verticiladas, com poucas cerdas. Os últimos estudos sobre as espécies neotropicas remontam da década de 1950, as descrições, chaves de identificação e pontos de ocorrência são desatualizados e pouco informativos, motivando o desenvolvimento desta revisão taxonômica. Estágios imaturos de caoborídeos, especialmente as larvas planctônicas, são conhecidas pelos hábitos predatórios na coluna d'água onde fazem migração vertical, agindo no controle populacional das presas em ambientes aquáticos lênticos – de poças a reservatórios. Neste estudo, quatro espécies novas foram descritas, 13 espécies são redescritas e ilustrações do abdome, tórax, terminália masculina, habitus de fêmeas e machos são apresentadas. Mapas de distribuição para cada espécie e uma chave de identificação foram também atualizados.

Palavras-chave: Taxonomia. *Chaoborus*. Região Neotropical. Ambiente aquático lêntico. Inseto aquático.

1.INTRODUÇÃO

A ordem Diptera, que inclui moscas e mosquitos, é uma das quatro ordens megadiversas dos insetos com 158.000 espécies descritas, embora estimativas presumam que o número de espécies seja ainda maior (Brown *et al.*, 2009; Wiegmann *et al.*, 2011, Wiegmann & Yeates, 2017). O monofiletismo da ordem é bem suportado pelas sinapomorfias: transformação das asas posteriores em halteres e desenvolvimento específico das peças bucais (Hennig, 1973; Yeates *et al.*, 2007). As espécies de Diptera compõem 10.000 gêneros, 150 famílias, 22 a 32 superfamílias, oito a dez infraordens e duas subordens (Yeates *et al.*, 2007).

Os dípteros basais são subdivididos em Tipulomorpha, Blephariceromorpha, Axymyiomorpha, Bibionomorpha, Psycodomorpha, Ptychopteromorpha e Culicomorpha (Fig. 1) (Woodley *et al.*, 2009).

A subordem Culicomorpha forma um clado monofilético, suportado pelas sinapomorfias: cerdas labrais complexas e parte ou toda pré-mandíbula internalizadas nas larvas e, nos adultos, revestimento da perna metatorácica dobrada em S, escondida sob revestimento da asa; pedicelo largo, especialmente nos machos, usualmente globular e mais alargado que o escapo e flagelo plumoso com cerdas mais longas e densas que nas fêmeas; asas sem veias M3 e célula discal; e setor radial da asa com três ou menos ramos (Wood & Borkent, 1989).

Culicomorpha é composta por duas superfamílias: Culicoidea e Chironomoidea. Culicoidea inclui as famílias Culicidae, Chaoboridae, Corethrellidae e Dixidae. Chironomoidea inclui Simuliidae, Ceratopogonidae, Thaumaleidae e Chironomidae (Brown *et al.* 2009; Wood & Borkent, 1989).

A família Chaoboridae é monofilética, grupo-irmão de Culicidae (Fig. 1) (Saether, 1972; Wood & Borkent, 1989). Em classificações mais antigas, Chaoboridae foi atribuída como uma subfamília de Culicidae, incluindo além dos membros atuais, o gênero *Corethrella*, que atualmente é membro da família Corethrellidae (Hennig, 1973; Cook, 1956; Lane, 1953).

A primeira menção em literatura à família Chaoboridae foi realizada em Newman (1834) como “Corethrites”. Este deveria dar origem ao sufixo da família, porém como até 1961 estes exemplares eram vastamente relacionados às grafias “Chaoborinae” e “Chaoboridae” e *Corethra* foi sinonimizada sob *Chaoborus* antes de 1961, o artigo 40.2 do

“Código Internacional de Nomenclatura Zoológica” permite que o nome Chaoboridae seja mantido como um nome válido. Em Edwards (1932) propôs a subfamília Chaoborinae com duas tribos Eucorethrini, na qual incluiu *Eucorethra* Underwood, 1903 e Chaoborini para gêneros remanescentes (*Chaoborus*, *Cryophila* Bergroth, 1930, *Mochlonyx* Loew, 1930 *Promochlonyx* Edwards, 1930). Cook (1965) elevou as duas tribos Eucorethrini e Chaoborini as tribos a subfamílias restringindo Chaoborini a *Chaoborus*, e propôs uma nova tribo Mochlonychini para o gênero *Mochlonyx*. Em 1970, Saether reconheceu Cryophilini incluindo o gênero paleártico *Cryophila*.

Atualmente duas subfamílias são reconhecidas: Eucorethrinae Edwards, 1932 e Chaoborinae Edwards, 1912. Eucorethrinae possui um gênero monotípico, *Eucorethra* Underwood, 1903, enquanto que Chaoborinae abriga os outros cinco gêneros vivos: *Australomochlonyx* Freeman, 1962, *Cryophila*, *Promochlonyx*, *Mochlonyx* e *Chaoborus*, sendo que os dois últimos gêneros são os que concentram o maior número de espécies (Borkent, 2014).

Em publicações anteriores à Borkent (1993) o gênero *Chaoborus* estava dividido em seis subgêneros: *Chaoborus str.*, *Sayomyia* Coquillett, 1903, *Edwardsops* Lane, 1942, *Schandonophasma* Dyar & Shannon, 1924, *Peusomyia* Saether, 1970 e *Neochaoborus* Edwards, 1930, sendo *Sayomyia* e *Edwardsops* os subgêneros com ocorrência na região Neotropical. Atualmente, não há subgêneros válidos para *Chaoborus* (Borkent, 1993).

Chaoborídeos adultos são delicados, com coloração esbranquiçada, amarelada, castanha ou cinza, os ocelos estão ausentes, antenas são plumosas e os pedicelos são largos nos machos (Cook, 1981). Apresentam ainda veias cobertas com escamas delicadas, venação similar a de Culicidae (Fig. 6) (Colles, 1986), além de possuírem clipeo e probóscide largos, embora curtos (Saether, 1972). Possuem larvas aquáticas com cabeças em formato de cápsulas, antena prênсил, escovas labrais reduzidas e tórax largos (Cook, 1981).

Chaoboridae é uma pequena família com 93 espécies descritas, 51 atuais e as demais fósseis (Borkent, 2014, Novais-Vicente *et al.*, 2015). Os fósseis datam do início do Jurássico (201.3 a 174.1 Maa) até o final do Cretáceo (100.5 a 66 Maa) dos gêneros já extintos e os fósseis de gêneros vivos como os do gênero *Chaoborus*, por exemplo, datam do Eoceno (56 a 33.9 Maa) e Oligoceno (33.9 a 23.03 Maa) (Borkent, 2014; Azar *et al.*, 2009).

O gênero *Chaoborus* foi descrito por Lichtenstein (1800) como um gênero monotípico. A espécie-tipo é *Chaoborus antisepticus* Lichtenstein, 1800, cuja localidade-tipo é a Alemanha, mas está amplamente distribuída nas regiões Paleártica e Neártica (Borkent, 1993). Posteriormente, foi sinonimizada sob *Tipula crystallina* De Geer, 1776 (= *Chaoborus crystallinus*) cuja localidade-tipo é a Suécia.

Chaoborus possui 44 espécies viventes descritas. É o gênero mais rico em número de espécies de Chaoboridae e também possui a maior abrangência geográfica, com registros de ocorrência assinalados em todas as regiões biogeográficas do mundo (Borkent, 1993, 2014; Colles, 1986; Cook, 1965; Lane, 1953; Saether, 1972). *Chaoborus* é o único gênero de Chaoboridae com distribuição na região Neotropical, onde possui 13 espécies descritas (Fig. 3), sendo dez com ocorrência no Brasil (Borkent, 2014; Novais-Vicente *et al.*, 2015). Além das dez espécies conhecidas para o Brasil, ainda ocorrem na região Neotropical *C. boliviensis* Lane & Heredia, 1956, exclusiva para Bolívia, *C. festivus* Dyar & Shannon, 1924 com ocorrência no Panamá e *C. punctipennis* com ocorrência no México. Estas duas últimas também ocorrem na região Neártica (Borkent, 2014).

Os adultos de *Chaoboru* são reconhecidos por terem tamanhos pequenos 1-2,3 mm (Cook, 1981), venação da asa similar à de Culicidae (Fig. 6), peças bucais curtas, antena com 13 flagelômeros, plumosa nos machos e verticiladas nas fêmeas (Borkent, 2009), primeiro tarsômero mais longo que o segundo, lóbulo pronotal da fêmea reduzido a uma estreita banda medial, gonóstilo sem espinhos apicais, clipeo tão largo quanto longo, garras tarsais simples e pequenas, tíbias sem esporões (Colless, 1986), fêmeas com três spermatecas (Borkent, 1979).

As características mais relevantes do ponto de vista taxonômico para a distinção entre as espécies de *Chaoborus* adultos concentram-se na morfologia das peças da terminália masculina (Fig. 9) e manchas e pontuações presentes no tórax (Fig. 5, 7 e 8), no abdômen, nas pernas (Fig. 61 A) e nas asas (Cook, 1956; Belkin *et al.*, 1970; Sæther, 1972; Borkent, 1979).

As pupas (Fig. 2 A) têm sacos aéreos que se localizam na cabeça em formas de fuso, abertos basalmente por uma fenda (Colless, 1986) ou globular (Verbeke, 1957; Novais-Vicente *et al.*, 2015) com superfícies reticuladas, abdome com remos livres, móveis na extremidade posterior, com três raios para a sustentação, duas nervuras marginais e uma

medial ea terminália pode ser paralela, perpendicular ou longitudinal ao eixo do corpo (Borkent, 1989). Os corpos das larvas são transparentes, possuem dois pares de sacos aéreos, um no tórax e o outro no abdome, cápsula cefálica em forma de cone, antenas prênseis, apresentam peças bucais múltiplas e de um a dois olhos dependendo do ínstar larval, que vão de I a IV e raios anais repletos de cerdas (Fig. 2B) (Cook, 1956, 1981; Saether, 1972; Borkent, 1979).

Suas larvas são comumente encontradas em ecossistemas lânticos como lagoas, lagos e reservatórios, em praticamente todas as regiões biogeográficas (Batt, *et al.*, 2012; Rick, *et al.*, 2011; van Wijngaarden, 2009; Kagalou, *et al.*, 2006). Sabe-se que as espécies paleárticas e neárticas também são encontradas em poças, charcos, pântanos, em banhados temporários (Saether, 1972), e até mesmo em água salgada (Parma, 1969). A mesma preferência de habitats permanece para as espécies neotropicais, que também incluem buracos nas madeiras, poças nas florestas (Lane & Aitken, 1956), nós de bambus, axilas das plantas, em bromélias (Stone, 1965) e em grandes reservatórios artificiais como represas (Arcifa, Gomes & Meschiatti, 1992; Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2002b; Novais-Vicente *et al.*, 2015).

Dependendo do clima em que se encontram, tropical ou temperado, as espécies podem ter ciclos de vida que variam de 30 a 60 dias (Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2002a) até dois anos (Fedorenko & Swift, 1972), respectivamente.

As fases larvais de *Chaoborus* são amplamente estudadas e mencionadas pelo seu papel na cadeia alimentar dos ecossistemas aquáticos de todo o mundo (Arcifa, 2000; Luecke & Litt, 1987; Goldspink & Scott, 1971; Swift & Fedorenko, 1975; Xie, Iwakuma & Koichi, 1998; McGowan, 1975; Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2002a). São consideradas predadoras de fito e zooplâncton e exercem controle das populações de suas presas (Borkent, 1979; Minto *et al.*, 2010; Härkönen, *et al.*, 2014) em praticamente toda a coluna d'água, divergindo entre as profundidades no decorrer do dia, na migração vertical (Brandão *et al.* 2012).

Chaoborus é um gênero com importância ecológica que tem sido negligenciado pela falta de taxonomistas trabalhando com a família Chaoboridae. Apenas para ilustrar, a última revisão taxonômica foi publicada por Lane (1956), resultando em mais de 60 anos de lacuna taxonômica, sem registros de quaisquer estudos de sistemática ou taxonomia. Por outro lado, praticamente todos os trabalhos de ecologia e dinâmica populacional em reservatórios

realizados nas Américas, trazem as larvas de caoborídeos identificadas como *C. braziliensis*. Todavia, o registro dessa espécie identificada por não especialistas e distribuída por esta grande extensão geográfica, pode sugerir que outras espécies estejam sendo equivocadamente identificadas como sendo *C. braziliensis*.

O principal pesquisador de *Chaoborus* para a Região Neotropical foi Jonh Lane, responsável pela descrição de seis espécies, publicação de chaves dicotômicas, ilustrações, fotografias e revisões taxonômicas. A coleção Jonh Lane é a principal coleção de Chaoboridae do Brasil e está depositada na Coleção Entomológica da FSP-SP. Outros pesquisadores que também contribuíram para entendimento e compreensão da morfologia externa e hábitos sobre *Chaoborus*, não necessariamente para região Neotropical são F. W. Edwards, O. A. Saether, A. Borkent, J. N. Belkin, A. Stone, E. F. Cook, D.H. Colless, H. G. Dyar, J. R. Ogawa, R. C. Shannon.

A primeira espécie com ocorrência registrada para a região Neotropical foi *C. punctipennis* (Say), descrita em 1823 com localidade-tipo para os Estados Unidos. Menos de um século depois, *C. braziliensis* Theobald, 1901, foi a primeira espécie descrita para o Brasil. Anos mais tarde, *C. antillum* Knab (1913) foi descrita com ocorrência para Cuba. Na década de 1920, outras três espécies neotropicais foram descritas: *C. festivus* Dyar & Shannon, 1924 para o Panamá e *C. australis* Shannon & Del Ponte e *C. elnorae* Shannon & Del Ponte para a Argentina (Shannon & Del Ponte, 1928). Na década de 1930, foram descritas *C. brevisector* Edwards e *C. souzai* Lane, ambas para o Brasil (Edwards, 1930; Lane, 1939a). Na década de 1940, *C. stonei* Lane foi descrita para a Venezuela e *C. unicolor* Lane e *C. magnificus* Lane para o Brasil (Lane, 1942). Em 1956 foi descrita *C. boliviensis* Lane & Heredia para a Bolívia (Lane & Heredia, 1956). A última espécie descrita para a região Neotropical foi *C. borkenti* Novais-Vicente & Urso-Guimarães com ocorrência no Brasil (Novais-Vicente *et al.*, 2015).

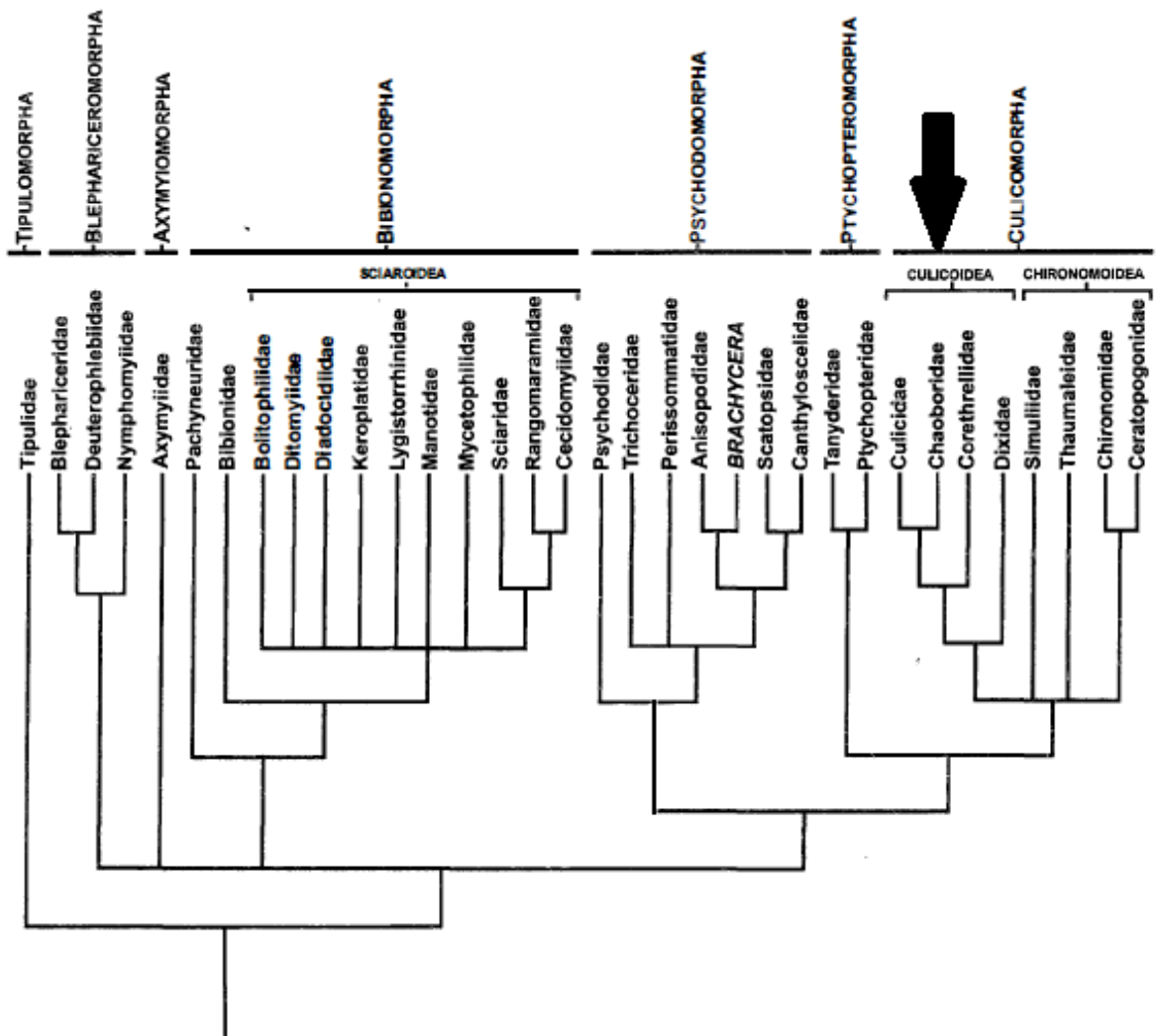


Figura 1. Hipótese filogenética dos Dipteros Basais, seta aponta a posição da família Chaoboridae no cladograma. Adaptado de Wood & Borkent (1989).

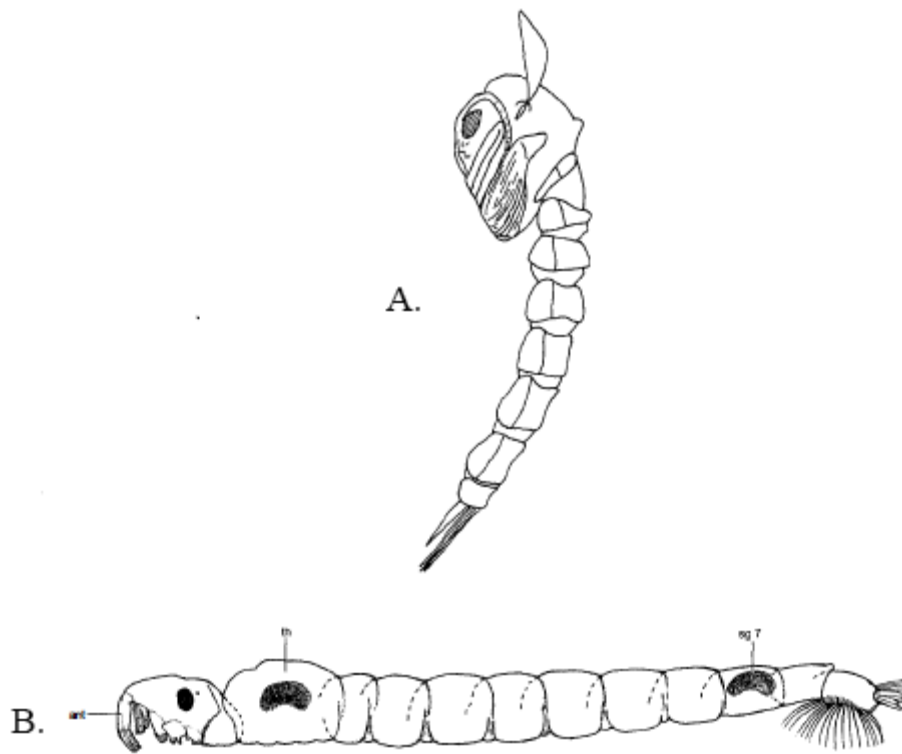
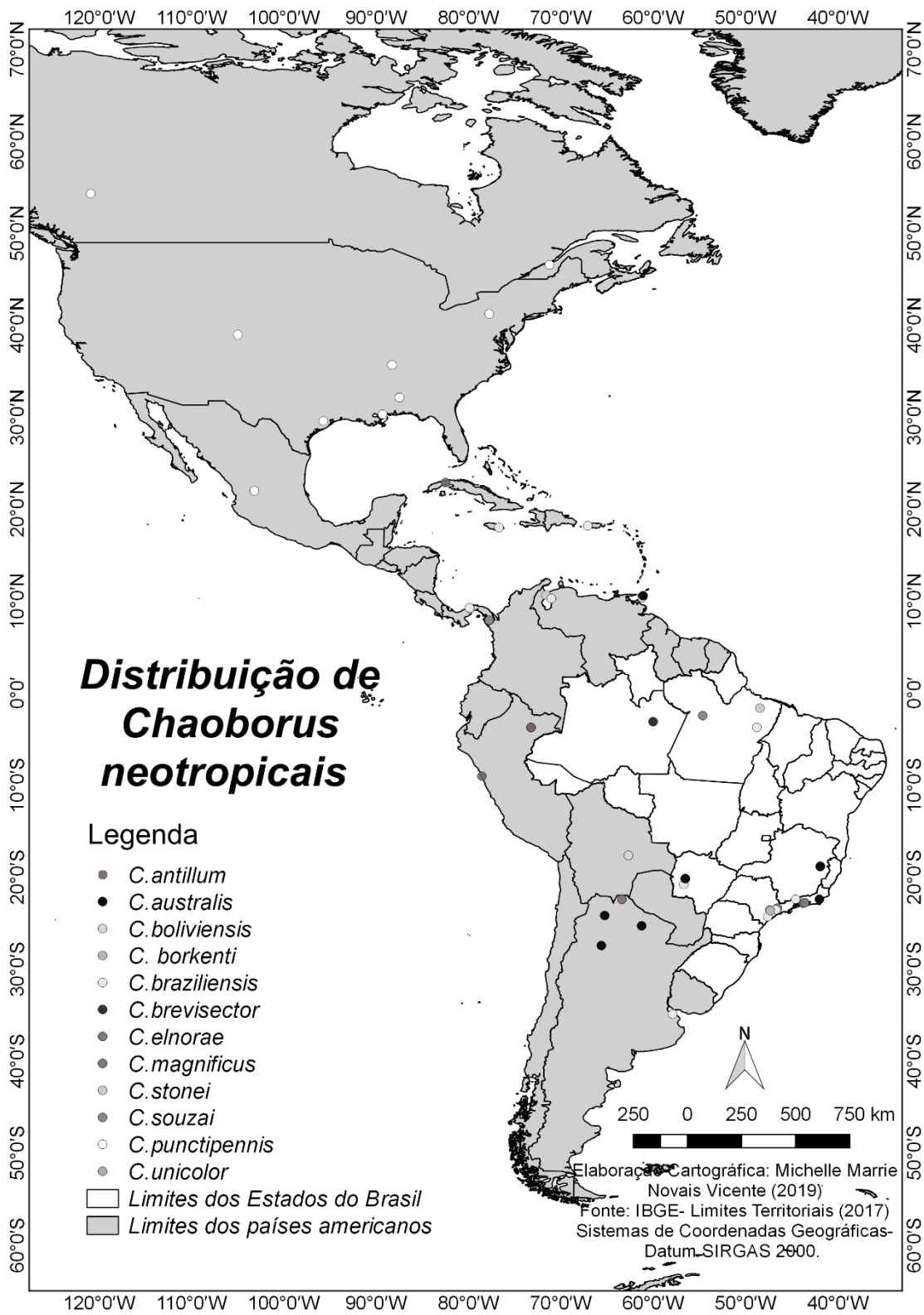


Figura 2. Ilustração esquemática da Larva e Pupa de *Chaoborus trivittatus*(Loew,1862), vista lateral. A. Pupa, vista lateral, macho. B. Larva de 4º ínstar, vista lateral. Adaptado de Borkent (2009).



Fig

ura 3. Mapa de distribuição das espécies neotropicais, evidenciando o Brasil, para os registros de *Chaoborus*.

5. CONCLUSÕES

Neste trabalho foram descritas quatro espécies novas de *Chaoborus* e as 13 espécies conhecidas foram redescritas revalidadas. Isso significa que houve um aumento de 30% no número de espécies conhecidas para a região Neotropical.

Quanto à distribuição geográfica, este trabalho permitiu ampliar os registros de ocorrência conhecidos na região Neotropical de 31 para 91 pontos; ampliando a distribuição da família Chaoboridae para mais um país –Paraguai e o registro de *Chaoborus* para 13 estados brasileiros, representando um incremento de 293% em sua área de distribuição. Duas espécies, *C. antillum* e *C. boliviensis*, foram registradas pela primeira vez para o Brasil.

Neste trabalho, foi identificada uma variação nas terminálias masculinas que permitiu organizar os exemplares de *C. australis* em 3 grupos distintos. Novos estudos com mais exemplares serão necessários para compreender se estas variações são intra ou interespecíficas.

De uma forma geral, este estudo contribui para um maior conhecimento taxonômico das espécies de *Chaoborus* através das redescritões das espécies conhecidas, da descrição de espécies novas, incluindo ilustrações, fotografias e uma chave de identificação para as espécies neotropicais.

6. REFERÊNCIAS

- Azar, D.; Waller, A & Nel, A. 2009. A phantom midge from the Lower Cretaceous Lebanese amber (Diptera, Chaoboridae). **Denisia** **26**, zugleich **Kataloge der Oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie** **86**(2009): 29–34.
- Arcifa, M. S. 2000. Feeding habitats of *Chaoborus* in a tropical Brazilian reservoir. **Revista Brasileira de Biologia**, 60:591-597.
- Arcifa, M.S., Gomes, E.A.T. & Meschiatti, A.J. 1992. Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical **Brazilian reservoir**. **Archi. Hydrobiol**, 123(4):479-495.
- Batt, R. D.; Carpenter, S. R.; Cole, J. J.; Pace, M. L.; Cline, T. J.; Jonhson, R. A & Seekell, D.A.2012. Resources supporting the food web of a naturally productive lake. **Limnology and Oceanography**, 57(5), p. 1443 -1452.
- Bezerra-Neto, J. F & Pinto-Coelho, R. M. 2002a. Migração vertical das larvas de *Chaoborus braziliensis* (Teobald, 1901) (Diptera, Chaoboridae) no reservatório tropical: Lagoa do Nado, Belo Horizonte, Minas Gerais-Brazil. **Acta Scientiarum**, 24(2): 329- 336.
- Bezerra-Neto, J. F & Pinto-Coelho, R. M. 2002b. Population dynamics and secondary production of *Chaoborus braziliensis* (Diptera, Chaoboridae) in a small tropical reservoir: Lagoa do Nado, Belo Horizonte, Minas Gerais-Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 3(14): 61-72.
- Belkin, J.N.; Heinemann, S.J. & Page, W.A. 1970. The Culicidae of Jamaica (Mosquito Studies. XXI). **Contributions of the American Entomological Institute**, 6(1):1–458.
- Borkent, A. 1979. Systematics and bionomics of the species of the subgenus *Schadonophasma* Dyar & Shannon (*Chaoborus*, Chaoboridae, Diptera) **Quaestiones Entomologicae**, 15: 122-225.
- Borkent, A. 1993. A world catalogue of fossil and extant Corethrellidae and Chaoboridae (Diptera), with a listing of references to keys, bionomic information and descriptions of each known life stage. **Entomologica Scandinavica**, 24:1–24.
- Borkent, A. 2014. World catalog of extant and fossil Chaoboridae (Diptera). **Zootaxa**, 3796(3):469-493.
- Borkent, A. 2009. CHAOBORIDAE (PHANTOM MIDGES). In: Brown, B.V.; Borkent, A.; Cumming, J.M.; Wood, D.M.; Woodley, N.E. & Zumbado, M. A. 2009. **Manual of Central American Diptera: Volume 1**. Ottawa, NRC Research Press. 714p.
- Brandão, L. P. M.; Fajardo, T.; Eskinazi-Sant’Anna, E.; Brito, S.; Maia-Barbosa, P. 2012. Fluctuations of the population of *Daphnia laevis* Birge 1878: a six-year study in a tropical lake. **Brazilian Journal of Biology**, 72(3): 479-487.

- Brown, B.V.; Borkent, A.; Cumming, J.M.; Wood, D.M.; Woodley, N.E. & Zumbado, M. A. 2009. **Manual of Central American Diptera: Volume 1**. Ottawa, NRC Research Press. 714p.
- Colless, D.H. 1986. The Australian Chaoboridae (Diptera). **Australian Journal of Zoology Supplementary Series**, 34 (124):1–66.
- Cook, E. F. 1956. The Nearctic Chaoborinae (Diptera: Culicidae). **University of Minnesota Agricultural Experiment Station Technical Bulletin**, 218: 1-102.
- Cook, E. F. 1965. Family Chaoboridae. *In*: Stone, A.; Sabrosky, C.W.; Wirth, W. W.; Foote, R. H. & Coulson, J. R. (Eds.). **A Catalog of Diptera of America North of Mexico**. Washington, Agricultural Research Service. p.102-105. (Agriculture Handbook United States Department of Agriculture n. 276).
- Cook, E.F. 1981. Chaoboridae *In*: McAlpine, J.F.; Peterson, B.V.; Shewell, G.E.; Teskey, H.J.; Vockeroth, J.R.; Wood, D.M. (Eds). **Manual of Nearctic Diptera. Volume 1**. Quebec, Canadian Government Publishing. p. 335-339.
- Dyar, H.G. & Shannon, R.C. 1924. The American Chaoborinae (Diptera, Culicidae). **Insector Inscitiae Menstruus**, 12: 201–216.
- Edwards, F.W. 1930. Notes on exotic Chaoborinae, with descriptions of new species (Diptera, Culicidae). **Annals and Magazine of Natural History, Series 10**, 6 (34): 528–540.
- Edwards, F.W. 1932. Diptera family Culicidae. *In*: Wytzman, P.A.G. **Genera Insectorum**. Bruxelles.n. 194, p. 1–258.
- Fedorenko, A. Y. & Swift, M. C. 1972. Comparative Biology of *Chaoborus americanus* and *Chaoborus trivittatus* in Eunice Lake, British Columbia. **Limnology and Oceanography**, 17(5):721-730.
- Gagné, R. J. 1994. **The gall midges of the Neotropical region**. Ithaca, Comstock Pub. Ass. 352p.
- Goldspinck, C. R. & Scott, D. B. C. 1971. Vertical migration of *Chaoborus flavicans* in a Scottish loch. **Freshwater Biology**, 1(4): 411-421.
- Härkönen, L.; Pekan-Hekim, Z.; Hellen, N. & Horppila, J. 2014. Feeding efficiency of *Chaoborus flavicans* (Insecta, Diptera) under turbulent conditions. **Hydrobiologia**, 722: 9-17.
- Hennig, W. 1973. Diptera (Zweiflügler). *In*: Helmcke, J.-G.; Starck, D. & Wermuth, H. (Eds). **Handbuch der Zoologie. IV. Band: Arthropoda – 2. Hälfte: Insecta, 2. Teil/31**. Berlin, Walter de Gruyter. p.1-200.
- Kagalou, I.; Economids, G.; Leonardo, I. & Papaloukas, C. 2006. Assessment of a mediterranean shallow lentic ecosystem (Lake Pamvotis, Greece) using benthic community diversity: Response to environmental parameters. **Limnologia**, 36(4), 269-278.

- Knab, F. 1913. A New Cuban *Chaoborus*. **Insector Incitiae Menstruus**, 1(10): 121-122.
- Lane, J. 1939a. Notes on non hematophagous Culicidae. **Boletim Biologico**, São Paulo, 4: 99–113.
- Lane, J. 1939b. Non-hematophagous Culicidae. (second paper). **Boletim Biologico**, São Paulo, 4:386–393.
- Lane, J. 1942. Dixinae e Chaoborinae. Révisão das espécies neotropicas (Diptera, Culicidae). **Revista de Entomologia**, Rio de Janeiro, 13: 81–148, pls. 1–4.
- Lane, J. 1953. **Neotropical Culicidae**. São Paulo, Universidade de São Paulo. 548p.
- Lane, J. & Heredia, R. L. 1956. A new tropical *Edwardsops* (Diptera Culicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 4: 205-208.
- Lane, J. & Aitken, T.H.G. 1956 Chaoborinae from Trinidad, B.W.I. (Diptera, Culicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, 49, 530–543.
- Lichtenstein, A. A. H. 1800. Beschreibung eines neu entdeckten Wasserinsekts. **Archiv fur Zoologie und Zootomie**, 1(1):168-175.
- Luecke, C. & Litt, A. H. 1987. Effects of predation by *Chaoborus flavicans* on crustacean zooplankton of Lake Lenore, Washington. **Freshwater Biology**, 18(1): 185-192.
- Mcgowan, L. M. 1975. The occurrence and behaviour of adult *Chaoborus* and *Procladius* (Diptera: Nematocera) from Lake George, Uganda. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 57(4): 321-334.
- Minto, W.J.; Arcifa, M.S. & Peticarrari, A. 2010. Experiments on the influence of *Chaoborus braziliensis* Theobald, 1901 (Diptera: Chaoboridae) on the diel vertical migration of microcrustaceans from Lake Monte Alegre, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 70(1):25-35.
- Newman, E. 1834. Attempted division of British insects into natural orders. **Entomological Magazine**, 2: 379–431.
- Novais-Vicente, M. M.; Dos Santos, A.C.A.; Calijuri, C. & Urso-Guimarães, M.V. 2015. A new species of the genus *Chaoborus* Lichtenstein (Diptera: Chaoboridae) from the State of São Paulo, Brazil. **Studia Dipterologica**, 22 (2) 2015: 201–207.
- Parma, S. 1969. Notes on the larval taxonomy, ecology and distribution of Dutch *Chaoborus* species (Diptera, Chaoboridae), **Beaufortia**, 17: 21-50.
- Rick, A, R. Hodgson, J.R. & Seekell, D. A. 2011. Foraging specialization by the opportunistic largemouth bass (*Micropterus salmoides*). **Journal of Freshwater Ecology**, 26(3), 435-439.
- Saether, O. A. 1972. VI Chaoboridae. **Binnengewasser**, 26: 257-280.

- Say, T. 1823. Descriptions of dipterous insects of the United States. **Journal of the Academy of Natural Sciences in Philadelphia**, 3: 9–54.
- Shannon, R. C.; Del Ponte, E. 1928. Los Culicidae en la Argentina. **Revista Instituto Bacteriologico**, 5:29-140.
- Stone, A. 1965. Two new Chaoboridae from the United States (Diptera). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, 67, 231–233
- Theobald, F. V. 1901. **A monograph of Culicidae or mosquitoes**. London, British Museum (Natural History). 2, 424p.
- Verbeke, J. 1957. Chaoboridae (Diptera Nematocera). Stades immatures et adultes. **Exploration Hydrobiologique des Lacs Kivu**, Édouard et Albert (1952–1954), 3(2), 185–203.
- van Wijngaarden, R.P.A.; Barber, I. & Brock, T.C. 2009. Effect of the pyrethroid insecticide gamma-cyhalothrin on aquatic invertebrates in laboratory and outdoor microcosm tests. **Ecotoxicology**, 18(2), 211-224.
- Xie, P. & Iwakuma, T. & Koichi, F. 1998. Studies on the biology of *Chaoborus flavicans* (Meigen) (Diptera: Chaoboridae) in a fish-free eutrophic pond, Japan. **Hydrobiologia**, 368(1-3):83-90.
- Wiegmann, B.M.; Trautwein, M.D.; Winkler, I.S.; Barr, N.B.; Kim, J.-W.; Lambkin, C.; Bertone, M.A.; Cassel, B.K.; Bayless, K.M.; Heimberg, A.M.; Wheeler, B.M.; Peterson, K.J.; Pape, T.; Sinclair, B.J.; Skevington, J.H.; Blagoderov, V.; Caravas, J.; Kutty, S.N.; Schmidt-Ott, U.; Kampmeier, G.E.; Thompson, F.C.; Grimaldi, D.A.; Beckenbach, A.T.; Courtney, G.W.; Friedrich, M.; Meier, R. & Yeates, D.K. 2011. Episodic radiations in the fly tree of life. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 108, 5690–5695.
- Wiegmann, B.M. & Yeates, D.K. 2017. Phylogeny of Diptera. *In*: Kirk-Spriggs, A.H. & Sinclair, B.J. (Eds). 2017. **Manual of Afrotropical Diptera. Volume 1. Introductory chapters and keys to Dipterafamilies. Suricata 4**. Pretoria, South African National Biodiversity Institute. p. 253–265.
- Wood, D.; Borkent, A. 1989. Phylogeny and classification of the Nematocera. *In*: McAlpine, J. F. (Ed.). **Manual of Nearctic Diptera. Volume 3**. Quebec, Canadian Government Publishing, p. 1333–1370.
- Woodley, N.E.; Borkent, A. & Wheeler, T.A. 2009. Phylogeny of the Diptera. *In*: Brown, B.V.; Borkent, A.; Cumming, J.M.; Wood, D.M.; Woodley, N.E. & Zumbado, M.A., (Eds). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Research Press. 1, 79–94.
- Yeates, D.K.; Wiegmann, B.M.; Courtney, G.; Meier, R.; Lambkin, C. & Pape, T. 2007. Phylogeny and systematics of Diptera: two decades of progress and prospects. **Zootaxa**, 1668: 565–590.