

Marcelo Domingos de Santis

O Problema da Explicação na Sistemática e uma
Hipótese Filogenética para Dexiinae Macquart, 1834
(Diptera, Tachinidae)

The explanation Problem in Systematics and a
Phylogenetic Hypothesis for Dexiinae Macquart,
1834 (Diptera, Tachinidae)

São Paulo

2021

Marcelo Domingos de Santis

O Problema da Explicação na Sistemática e uma
Hipótese Filogenética para Dexiinae Macquart, 1834
(Diptera, Tachinidae)

The explanation Problem in Systematics and a
Phylogenetic Hypothesis for Dexiinae Macquart,
1834 (Diptera, Tachinidae)

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

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

São Paulo

2021

Introdução geral

A sistemática biológica estuda a diversidade da vida e inclui anatomia comparativa, taxonomia e classificação. Como agora entendemos que essa diversidade é o resultado de processos evolutivos, a sistemática também inclui a tarefa de formular hipóteses robustas sobre a história evolutiva. Filogenética, então, é o estudo da elaboração dessas hipóteses com a história dos organismos que envolve a construção de filogenias – que são geralmente representadas por árvores filogenéticas, que retratam eventos de especiação de linhagens ao longo do tempo. Com isso, a análise filogenética tornou-se um elemento essencial que unifica uma ampla gama de programas de pesquisa que investigam os padrões, e possibilitam os estudos dos processos, da evolução. Porém, o que, precisamente, a sistemática filogenética explica? Se ela se propõe a fornecer explicações, de que forma a sistemática fornece explicações? E, finalmente, essas explicações estão adequadas? Se um dos objetivos da ciência é fornecer explicações bem-sucedidas, para, assim, produzir uma teoria científica capaz de construir uma série de explicações causais nas quais explicam-se outros fenômenos (Strevens, 2013), as questões de explicação na filogenética serão analisadas e uma tentativa de responder a estas perguntas serão dadas.

Visto que essa tese propõe uma contribuição para a teoria, filosofia e prática da sistemática, para respondê-las, no Capítulo 1 será defendida uma conexão científico-filosófica como uma ferramenta para nosso entendimento da sistemática. Muito brevemente, a resposta aqui dada se dará da seguinte forma: quando damos uma explicação de função de determinado traço, estamos dando explicações causais extremamente compactas para o porquê desses caracteres existirem. As funções são teleológicas pois são direcionadas para o futuro, porém sem serem metafisicamente direcionadas. Assim, uma teoria da função, com o objetivo de fornecer uma explicação teleológica-causal, deve assumir o papel causal-explicativo das funções e, dessa forma, dar uma explicação causal para a existência desses caracteres (Garson, 2019). Com isso, poderemos avaliar como cada grupo de pesquisa dá a sua resposta a esta questão, para desta forma avaliarmos de uma forma filosófica/empírica qual deles estaria lidando com o melhor modelo de explicação na sistemática. Neste capítulo, será argumentado que o principal desafio no estudo da causalidade teleológica funcional é principalmente conceitual e não empírico; pois já se utilizam ferramentas heurísticas para analisar a causalidade funcional (como a parcimônia), devemos ampliar esse conhecimento para outros campos. Sugere-se, portanto, a iluminação recíproca de diferentes campos de investigação – como a etologia, análise funcional, ecologia, estudos moleculares e de desenvolvimento – para obtenção de uma explicação causal adequada. Com isso, dá-se maior

relevância para a morfologia como uma proposta de explicação causal na sistemática filogenética. Em contrapartida, a análise molecular (com sua inferência probabilística) tem valor mecânicos extremamente valiosos, porém com limitações ontológicas inerentes de sua propriedade de ser a menor unidade retentora de informações da biologia. Adicionando-se que a morfologia enquadra-se como os ‘interadores’, e são, assim, as unidades fundamentais da seleção, enquanto os replicadores, como os dados moleculares, não pertencem a essas unidades (ao menos diretamente). Assim, brevemente, será argumentado que podemos considerar que as únicas informações que podemos obter para a análise funcional potencialmente úteis para a sistemática, não são de replicadores, mas de ‘integradores’ (formas e funções), com a função do material genético de melhorar nossa compreensão mecânica dos organismos.

A parte empírica é o foco dos Capítulos 2, que trata-se de uma hipótese filogenética para a subfamília Dexiinae (Tachinidae). A subfamília é distribuída mundialmente (Cantrel & Sabrosky 1989, Crosskey 1976, Guimarães 1971, Herting & Dely-Daskovits 1994, O'Hara & Wood 2004, O'Hara & Cerretti, 2016; O'Hara et al., 2020) e contém 1495 espécies em cerca de 287 gêneros (O'Hara et al., 2020). Utilizando 152 espécies de 107 gêneros, representando todas as 12 tribos atualmente reconhecidas, e com um total de 212 caracteres morfológicos do ovo (2), larva de primeiro ínstar (30), morfologia externa adulta (97, excl. Terminália), terminália feminina (19), terminália masculina (59) e espermateca (2), esta hipótese foi realizada. Em um aspecto geral os resultados apontam para a confirmação de que Dufouriini, não pertence a Dexiinae nem a Phasiinae, e de acordo com os resultados aqui obtidos, as seguintes tribos são retiradas de Dexiinae: Oestrophasiini, Freraeini e Dufouriini, constituindo agora sua própria subfamília, Dufouriinae (status revalidado) sendo um grupo irmão de Phasiinae. O outro resultado principal, é que o Voriini *sensu lato* é polifilético, e para propor esta tribo como monofilética, revalidamos as tribos Campylochetini **tribe rev.**, Eriotrichini **tribe rev.**, Phyllomyini **tribe rev.**, Thelairini **tribe rev.**, Spathidexiini **tribe rev.** and Wagneriini **tribe rev.**; Voriini *sensu stricto*, de acordo com a nova classificação, é agora monofilético. Eutherini, Epigrimyini e Imitymyini dubiamente classificador ora em Dexiinae, ora em Phasiinae, tiveram seu posicionamento robustamente suportados em Dexiinae para as duas primeiras tribos e Phasiinae para a última. Por outro lado, Doleschaliini e Rutiliini foram recuperados em Dexiini e são, seguindo essa hipótese filogenética, colocados em sinonímia com Dexiini. As tribos Dexillini, Theresiini, Trichodurini, Trixodini, Prosenini e Zeliini, são confirmadas como inválidas e são consideradas sinônimos de Dexiini.

Já no capítulo 3, uma breve revisão cronológica da história dos Dexiinae Neotropicais, a partir dos cientistas e coletores que trabalharam com essa subfamília, será discutida. Com base em

uma revisão da literatura, será discutida sua história em quatro períodos: época pré Linneana do séculos XVI e XVII, início do século XVIII, século XIX e primeira metade do século XX. Até a primeira metade do século XX a ênfase estará voltada para os dipteristas europeus e norte-americanos. Posteriormente, com a aparição dos primeiros dipteristas sul-americanos, a ênfase será direcionada a eles. Finalmente, algumas notas bibliográficas serão fornecidas para o tcheco Dominik Bilimek, um pouco conhecido coletor do século XIX e Fritz Plaumann, um conhecido imigrante alemão que coletou no Brasil durante o século XX.

Referências

- Cantrell, B.K. & Crosskey, R.W. (1989) Family Tachinidae. Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions (ed by N.L. Evenhuis). Bishop Museum Special Publication 86, p. 733–784. Bishop Museum Press, Honolulu and E.J. Brill, Leiden.
- Crosskey, R.W. (1976) A taxonomic conspectus of the Tachinidae (Diptera) of the Oriental Region. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. Entomology Supplement, 26, 1–357.
- Garson, J. (2019) *What Biological Functions Are and Why They Matter*. Cambridge: CUP.
- Guimarães, J. H. (1971) Family Tachinidae (Larvaevoridae). A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States, Vol. 104, pp 1–333. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.
- Herting, B. & Dely-Draskovits, A. (1993) Family Tachinidae. Catalogue of Palaearctic Diptera (ed by Á. Soós & L. Papp), Vol. 13, pp. 118–458. Hungarian Natural History Museum, Budapest.
- O’Hara, J.E. & Cerretti, P. (2016) Annotated catalogue of the Tachinidae (Insecta, Diptera) of the Afrotropical Region, with the description of seven new genera. *ZooKeys*, 575, 1–344.
- O’Hara, J.E., Henderson, S. & Wood, D.M. (2020) Preliminary checklist of the Tachinidae (Diptera) of the world. Version 2.1. PDF document, 1039 pages. [Available from: <http://www.nadsdiptera.org/Tach/WorldTachs/Checklist/Worldchecklist.html> (accessed 06 March 2020).]
- O’Hara, J.E. & Wood, D.M. (2004) Catalogue of the Tachinidae (Diptera) of America north of Mexico. *Memoirs on Entomology, International*, 18, IV + 1–410.

Strevens, M. (2013) No Understanding without Explanation. *Studies in History and Philosophy of Science, Part A*, 44 (3): 510–515.

Abstract

A phylogenetic hypothesis is proposed for higher-level relationships within Dexiinae (Tachinidae), based on a 152 species from 107 genera representing all 12 current recognized tribes. Our analysis included a total of 212, parsimony informative, morphological characters from the egg (2), first instar larva (30), adult external morphology (97, excl. terminalia), female terminalia (19), male terminalia (59) and spermatheca (2). One of the outstanding results of our study is the confirmation of the proposition of some authors that Dufouriini, do not belong to Dexiinae nor Phasiinae. According to the results obtained herein, the following tribes are removed from Dexiinae: Oestrophasiini, Freraeini and Dufouriini, constituting now their own subfamily, Dufouriinae (status revalidated), sister group of Phasiinae. The other main result, is that the Voriini *sensu lato* is polyphyletic, and in order to propose this tribe as a monophyletic, we have revalidated Campylochetini **tribe rev.**, Eriotrichini **tribe rev.**, Phyllomyini **tribe rev.**, Thelairini **tribe rev.**, Spathidexiini **tribe rev.** and Wagneriini **tribe rev.**; the Voriini *sensu stricto*, by our newly classification, is monophyletic. Three taxa with historically doubtful classification, Eutherini, Epigrimyini and Imitomyini, become strongly confirmed as Dexiinae for the two former tribes and Phasiinae for the last. On other hand, Doleschaliini and Rutiliini are nested within Dexiini and are put in synonymy with Dexiini. The tribes Dexillini, Theresiini, Trichodurini, Trixodini, Prosenini and Zeliini, are confirmed as invalid and are considered as synonymous to Dexiini. The genera *Microchaetina*, *Pseudodexia* and *Polygastropteryx* are removed from Dexiinae; the former two genera *incertae sedis* Tachininae and the later *incertae sedis* in Tachinidae. Finally, *Opsophagus* Aldrich is revalidated and taken from the synonymy from *Cyrtophleba* Rondani.

Key words: Dexiinae; immatures; morphology; systematics; Tachinidae.

Resumo

Uma hipótese filogenética é proposta para relacionamentos de alto nível dentro de Dexiinae (Tachinidae), com base em 152 espécies de 107 gêneros representando todas as 12 tribos atualmente reconhecidas. Nossa análise incluiu um total de 212, parcimônicamente informativos caracteres morfológicos do ovo (2), larva de primeiro ínstar (30), morfologia externa adulta (97, excl. Terminália), terminália feminina (19), terminália masculina (59) e espermateca (2). Um dos resultados mais marcantes de nosso estudo é a confirmação da proposição de alguns autores de que Dufouriini, não pertence a Dexiinae nem a Phasiinae. De acordo com os resultados aqui obtidos, as seguintes tribos são retiradas de Dexiinae: Oestrophasiini, Freraeini e Dufouriini, constituindo agora sua própria subfamília, Dufouriinae (status revalidado) sendo um grupo irmão de Phasiinae. O outro

resultado importante, é que Voriini *sensu lato* é polifilético, e para propor esta tribo como monofilética, revalidamos as tribos Campylochetini **tribe rev.**, Eriotrichini **tribe rev.**, Phyllomyini **tribe rev.**, Thelairini **tribe rev.**, Spathidexiini **tribe rev.** and Wagneriini **tribe rev.**; o Voriini *sensu stricto*, como resultado da nossa nova classificação, é monofilético. Eutherini, Epigrimyiini e Imitomyini que tem classificação historicamente duvidosa, tornam-se fortemente confirmados como Dexiinae para as duas tribos anteriores e Phasiinae para a última. Por outro lado, Doleschaliini e Rutiliini foram recuperados em Dexiini e são, seguindo essa hipótese filogenética, colocados em sinonímia com Dexiini. As tribos Dexillini, Theresiini, Trichodurini, Trixodini, Prosenini e Zeliini, são confirmadas como inválidas e são consideradas sinônimos de Dexiini. Os gêneros *Microchaetina*, *Pseudodexia* e *Polygastroptery* são removidos de Dexiinae; os dois primeiros gêneros *incertae sedis* em Tachininae e o último *incertae sedis* em Tachinidae. Por fim, *Opsophagus* Aldrich é revalidado e retirado da sinonímia de *Cyrtophleba* Rondani.

Palavras-chave: Dexiinae; imaturos; morfologia; sistemática; Tachinidae.

Conclusions

Phylogenetic trees are used as resumes of many evolutionary events (effects), and the lack of phylogenetic knowledge of the evolutionary patterns is often a major restraint on inference of evolutionary process. Once those patterns are recognized, we can pursue the evolutionary causes for these patterns by searching for the mechanisms (e.g., genetical, embryological), functions and every significant biological evidence, to support which process better explain for the evolution of a particular trait.

In the light of the above discussion, this study represents the most comprehensive phylogeny of Dexiinae to date, based on 213 morphological characters, and provides the first hypothesis underpinning our understanding of the evolutionary relationships in the group. Those morphological characters of adults along with male terminalia are traditionally used as main character sources in Tachinidae systematics, and this study demonstrated that characters from eggs, larvae, female terminalia and spermatheca have great systematic importance, as they mutually supported clades and resulted in important synapomorphies for several taxonomic levels. One of the outstanding results of our study is the confirmation of the initial view of Verbeke (1962), later followed by Crosskey (1976; 1980), Cantrell (1988) and Barraclough (1992), that Dufouriini do not belong to Dexiinae nor Phasiinae. In addition, according to the results obtained herein, the following tribes are removed from Dexiinae: Oestrophasiini, Freraeini and Dufouriini, constituting now their own subfamily, Dufouriinae **rev. stat.** being a sister group of Phasiinae. The Voriini *sensu lato* as previously proposed (O'Hara et al. 2020) is polyphyletic, and in order to propose this tribe as monophyletic, we revalidated Campylochetini **tribe rev.**, Eriotrichini **tribe rev.**, Phyllomyini **tribe rev.**, Thelairini **tribe rev.**, Spathidexiini **tribe rev.** and Wagneriini **tribe rev.**; and the Voriini *sensu stricto*, as herein defined, is composed by 69 genera. Eutherini and Epigrimyiini, taxa historically with a doubtful classification, are confirmed as dexiines. Finally, Doleschaliini and Rutiliini are nested within Dexiini and are, following this phylogenetic hypothesis, put in synonymy with Dexiini (see appendix 4).

Phylogenies are complex historical hypotheses, and each node correspond to a unique character state transformation connecting a set of terminal taxa. In this sense, we tried to include the most complete source of data to infer the phylogeny of Dexiinae in the most comprehensive way possible, thus this phylogenetic hypothesis follows the principle of total evidence (Kluge, 1989; Salmon, 1998). We followed this methodological principle to avoid, in the most comprehensive way, some problems that phylogenetic hypothesis may present; it may be negatively affected by issues of homology, homoplasy, coding and taxon or character sampling. Even so, the present

hypothesis can be viewed as an improved hypothesis in relation to previous classification systems of the subfamily, due to the use of the largest dataset so far, in a phylogenetic analysis, and for the first time included all the valid and invalid tribes of Dexiinae. Finally, it is hoped that the present phylogenetic analysis of Dexiinae will be of value for future studies dealing with evolutionary processes and will provide a tool for applied sciences like the field of biological control.

References

- Agnarsson, I. & Miller, J. (2008) Is ACCTRAN better than DELTRAN? *Cladistics*, **24**, 1032–1038.
- Amorim, D.S. (2002) *Fundamentos de sistemática filogenética*, 2nd Edition. Holos, Ribeirão Preto.
- Assis, L.C.S. (2009) Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics*, **25**, 528–544.
- Assis, L. C. S. (2013) Are homology and synapomorphy the same or different? *Cladistics*, **29**, 7–9.
- Assis, L.C.S. (2017) Patterns of character evolution in phylogenies. *Journal of Systematics and Evolution*, **55**, 225–230.
- Barraclough, D.A. (1992) The systematics of the Australasian Dexiini (Diptera: Tachinidae: Dexiinae) with revisions of endemic genera. *Invertebrate Taxonomy*, **6**, 1127–1371.
- Barraclough, D.A. (2005) *Rhinophoroides minutus*, a new genus and species of rare nocturnal Dufouriini (Diptera: Tachinidae: Dexiinae) from South Africa. *African Entomology*, **13**, 380–384.
- Belshaw, R. (1993) *Tachinid flies. Diptera: Tachinidae*. Handbooks for the identification of British Insects, **10**, Part 4a (i). Royal Entomological Society of London, London.
- Blaschke, J.S., Stireman III, J.O., O’Hara, J.E., Cerretti, P., Moulton, J.K. (2018) Molecular phylogenetics and piercer evolution in the bug-killing flies (Diptera: Tachinidae: Phasiinae). *Systematic Entomology*, **43**, 218–238
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, **10**, 295–304.
- Buenaventura, E; Lloyd, M.W.; Perilla-López, J.M.; González, V.L.; Thomas-Cabianca, A. & Dikow, T. (2020) Protein-encoding ultraconserved elements provide a new phylogenomic perspective of Oestroidea flies (Diptera: Calyptratae). *Systematic entomology*, **54**, 1–23.
- Cantrell, B.K. (1988) The comparative morphology of the male and female postabdomen of the Australian Tachinidae (Diptera), with descriptions of some first-instar larvae and pupae. *Invertebrate Taxonomy*, **2**, 81–221.
- Cantrell, B.K. & Crosskey, R.W. (1989) Family Tachinidae. *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions* (ed by N.L. Evenhuis). Bishop Museum Special Publication 86, p. 733–784. Bishop Museum Press, Honolulu and E.J. Brill, Leiden.

- Cerretti, P.; O'Hara, J.E.; Wood, D.M.; Shima, H.; Inclan, D.J. & Stireman, J.O. III. (2014) Signal through the noise? Phylogeny of the Tachinidae (Diptera) as inferred from morphological evidence. *Systematic Entomology*, **39**, 335–353.
- Courtney, G.W.; Sinclair, B.J. & R. Meier. (2000) Morphology and terminology of Diptera larvae. *Manual of Palaearctic Diptera* (ed by L. Papp & B. Darvas), Vol. **19**, pp. 85–161. Science Herald, Budapest.
- Crosskey, R.W. (1973) A revisionary classification of the Rutiliini (Diptera: Tachinidae), with keys to the described species. Bulletin of the British Museum (Natural History). *Entomology Supplement*, **19**, 1–167.
- Crosskey, R.W. (1976) A taxonomic conspectus of the Tachinidae (Diptera) of the Oriental Region. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Entomology Supplement*, **26**, 1–357.
- Crosskey, R.W. (1980) Family Tachinidae. *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. (ed by R.W. Crosskey), pp. 822–882. British Museum (Natural History), London.
- Crosskey, R.W. (1984) Annotated keys to the genera of Tachinidae (Diptera) found in tropical and southern Africa. *Annals of the Natal Museum*, **26**, 189–337.
- Cumming, J.M. & Wood, D.M. (2017) Adult morphology and terminology. *Manual of Afrotropical Diptera*, Vol. 1. (ed by A.H. Kirk-Spriggs & B.J. Sinclair), pp. 89–133. Suricata 4, Pretoria, South African National Biodiversity Institute Graphics & Editing.
- De Laet, J. (2015) Parsimony analysis of unaligned sequence data: maximization of homology and minimization of homoplasy, not minimization of operationally defined total cost or minimization of equally weighted transformations. *Cladistics*, **31**, 550–567.
- De Pinna, M.C.C. (1991) Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. *Cladistics*, **7**, 367–394.
- Eggleton, P. & Belshaw, B. 1992. Insect parasitoids: an evolutionary overview. *Philos. T. R. Soc. B*, **7**: 1–20.
- Emden, F.I. van. (1945) Keys to the Ethiopian Tachinidae.-I. Phasiinae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **114** [1944], 389–436 + 3 pls.
- Emden, F.I. van. (1950) Dipterous Parasites of Coleoptera. *The entomologist's Monthly Magazine*, **lxxxvi**, 182–206.

- Farris, J. S. (1983) The Logical Basis of Phylogenetic Analysis. *Advances in cladistics* Platnick, N. & Funk, V. A., (Eds.), , vol. 2, pp. 7–36. New York: Columbia University Press.
- Farris, J.S. (1989) The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, **5**, 417–419.
- Fitch, W.M. (1971) Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, **20**, 406–416.
- Forey, P.L. & Kitching, I.J. (2000) Experiments in coding multi–state characters. *Homology and Systematics: Coding Characters for Phylogenetic Systematics* (ed by R. Scotland & R. T. Pennington), pp. 54 –80. New York, Taylor & Francis.
- Franz, N.M. (2005) Outline of an explanatory account of cladistics practice. *Biology & Philosophy*, **20**, 489–515.
- Goloboff, P.A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, **9**, 83–91.
- Goloboff, P., Carpenter, J., Arias, J., Miranda-Esquivel, D. (2008) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, **24**, 1–16.
- Goloboff, P.A.; Farris, S. & Nixon, K. (2008) TNT, a free program of phylogenetic analyses. *Cladistics*, **24**, 774–786.
- Grant, T. (2019) Outgroup sampling in phylogenetics: Severity of test and successive outgroup expansion. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **57**, 748– 763.
- Grenier, S. (1988) Applied biological control with tachinid flies (Diptera: Tachinidae): a review. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz*, **61**, 49–56.
- Guimarães, J. H. (1971) Family Tachinidae (Larvaevoridae). *A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States*, Vol. **104**, pp 1–333. São Paulo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.
- Guimarães, J. H. (1977) Host-parasite and parasite-host catalogue of South American Tachinidae (Diptera). *Arquivos de Zoologia*, **28**, 1–131.
- Guimarães, J.H. (1980) Revision of the South American Uramyini (Diptera, Tachinidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, **33**, 191–219.
- Guimarães, J.H. (1982) A study of the South American Sophiini, with the description of new genera and species from Brazil (Diptera, Tachinidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **26**, 163–171.

- Hamilton A. (2014) Historical and conceptual perspectives on modern systematics: groups, ranks, and the phylogenetic turn. *The evolution of phylogenetic systematics* (Hamilton A. ed), pp. 89–116. Berkeley, CA: University of California Press.
- Hennig, W. (1966) *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hennig, W. (1973) Diptera (two-winged flies). *Handbuch der Zoologie, IV: Arthropoda* (Kukenthal, W. ed.), pp. 1–337. de Gruyter, New York.
- Herting, B. (1957) Das weibliche Postabdomen der calyptraten Fliegen (Diptera) und sein Merkmalswert für die Systematik der gruppe. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, **45**, 429–61.
- Herting, B. (1960) Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen (Dipt., Tachinidae). *Monographien zur angewandten Entomologie*, **16**, 1–188.
- Herting, B. (1983) 64c. Phasiinae. *Die Fliegen der palaearktischen Region* **9** (Lieferung 329): 1–88.
- Herting, B. (1984) Catalogue of Palaeartic Tachinidae (Diptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)*, **369**, 1–228.
- Herting, B. & Dely–Draskovits, A. (1993) Family Tachinidae. *Catalogue of Palaeartic Diptera* (ed by Á. Soós & L. Papp), Vol. **13**, pp. 118–458. Hungarian Natural History Museum, Budapest.
- Kluge, A.G. (1989) A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among Epicrates (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology*, **38**, 315–328.
- Kluge, A.G. & Farris, J.S. (1969) Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, **18**, 1–32.
- Kumar, P., Manjunath, D., Prasad, K.S., Kishore, R., Kumar, V., Datta, R.K., 1993. Integrated management of the uzi fly, *Exorista bombycis* (Louis) (Diptera: Tachinidae), a parasitoid of the silkworm, *Bombyx mori* L. *International Journal of Pest Management*, **39**, 445–448.
- Kutty, S.N., Meusemann, K., Bayless, K.M., Marinho, M.A.T., Pont, A.C., Zhou, X., Misof, B., Wiegmann, B.M., Yeates, D., Cerretti, P., Meier, R., Pape, T. (2019) Phylogenomic analysis of Calyptratae: resolving the phylogenetic relationships within a major radiation of Diptera. *Cladistics*, **35**, 605–622.

- Maddison, W.P. & D.R. Maddison. 2018. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.6 (available in: <http://mesquiteproject.org>).
- Marinho, M.A.T., Junqueira, A.C.M., Paulo, D.F., Esposito, M.C., Villet, M.H. & Azeredo-Espin, A.M.L. (2012) Molecular phylogenetics of Oestroidea (Diptera: Calyptratae) with emphasis on Calliphoridae: insights into the inter-familial relationships and additional evidence for paraphyly among blowflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **65**, 840–854.
- Mesnil, L.P. (1939) Essai sur les tachinaires (Larvaevoridae). *Monographies publiées par les Stations et Laboratoires de Recherches Agronomiques*, **7**, 1–67 + v pp.
- Mesnil, L.P. (1966) 64g. Larvaevorinae (Tachininae). *Die Fliegen der palaearktischen Region* **10** (Lieferung 263), 881–928.
- Mesnil, L.P. (1973) 64g. Larvaevorinae (Tachininae). *Die Fliegen der palaearktischen Region* **10** (Lieferung 304), 1233–1304.
- Nixon, K.C. (2002) *WinClada, version 1.00.08*. Program and distribution by author, Cornell University, Ithaca, New York.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (1993) On outgroups. *Cladistics*, **9**, 413–426.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. (2011) On homology. *Cladistics*, **27**, 1–10.
- Moura, J.I.L., Mariau, D. & Delabie, J.H.C. (1993) Efficacy of *Paratheresia menezesi* Townsend (Diptera: Tachinidae) for natural biological control of *Rhynchophorus palmarum* L. (Coleoptera: Curculionidae). *Oleagineux*, **48**, 219–223.
- Moura, J.I.L.; Toma, R.; Sgrillo, R.B. & Delabie, J.H.C. (2006) Natural efficiency of parasitism by *Billaea rhynchophorae* (Blanchard) (Diptera: Tachinidae) for the control of *Rhynchophorus palmarum* (L.) (Coleoptera: Curculionidae). *Neotropical Entomology*, **35**, 273–274.
- O’Hara, J.E. & Cerretti, P. (2016) Annotated catalogue of the Tachinidae (Insecta, Diptera) of the Afrotropical Region, with the description of seven new genera. *ZooKeys*, **575**, 1–344.
- O’Hara, J.E., Henderson, S. & Wood, D.M. (2020) Preliminary checklist of the Tachinidae (Diptera) of the world. Version 2.1. PDF document, 1039 pages. [Available from: <http://www.nadsdiptera.org/Tach/WorldTachs/Checklist/Worldchecklist.html> (accessed 06 March 2020).]

- O'Hara, J.E. & Wood, D.M. (1998) Tachinidae (Diptera): nomenclatorial review and changes, primarily for America north of Mexico. *Canadian Entomologist*, **130**, 751–774.
- O'Hara, J.E. & Wood, D.M. (2004) Catalogue of the Tachinidae (Diptera) of America north of Mexico. *Memoirs on Entomology, International*, **18**, IV + 1–410.
- Pape, T. (1992) Phylogeny of the Tachinidae family-group. *Tijdschrift voor Entomologie*, **135**, 43–86.
- Richter, V.A. (1980) On some plesiomorphous characters of male genitalia in the family Tachinidae (Diptera). *Entomologicheskoe Obozrenie*, **59**, 925–934. [In Russian].
- Richter, V.A. (1987) Morphological parallelisms in the family Tachinidae (Diptera). *Entomologicheskoe Obozrenie*, **66**, 66–86. [In Russian].
- Salmon, W. C. (1998) Causality and Explanation. Oxford: Oxford University Press.
- Sabrosky, C.W. (1999) Family-group names in Diptera: an annotated catalog. *Myia*, **10**, 1–360.
- Santis, M.D. (2018) A new genus and species of Sopiini Townsend, 1936 (Diptera: Tachinidae) from Brazil, with an updated key to the genera of the tribe. *Zootaxa*, **4500(3)**, 433–442.
- Sereno, P.C. (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, **23**, 565–587.
- Shima, H. (1989) Parasitic way of life in tachinid flies [In Japanese]. *Insectarium*, **26**, 4–9, 46–51, 88–94, 120–126.
- Song, H. & Bucheli, S.R. (2010) Comparison of phylogenetic signal between male genitalia and non-genital characters in insect systematics. *Cladistics*, **26**, 23–35.
- Stireman III, J. O. (2002). Phylogenetic relationships of tachinid flies in subfamily Exoristinae (Tachinidae: Diptera) based on 28S rDNA and elongation factor-1 α . *Systematic Entomology*, **27**, 409–435.
- Stireman, J.O. III, Cerretti, P., O'Hara, J.E., Blaschke, J.D. & Moulton, J.K. (2019) Molecular phylogeny and evolution of world Tachinidae (Diptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **139**, 106358.
- Tachi, T., & Shima, H. (2010). Molecular phylogeny of the subfamily Exoristinae (Diptera, Tachinidae), with discussions on the evolutionary history of female oviposition strategy. *Systematic Entomology*, **35**, 148–163.

- Thompson, W.R. (1963) The Tachinids of Trinidad. II. Echinomyiines, Dexiines, and allies. *Canadian Journal of Zoology*, **41**, 335–576.
- Townsend, C. H. T. (1912) Foundation of some new genera and species of muscoid flies mainly on reproductive and early-stage characters. *Journal of the New York Entomological Society*, **20**, 107–119.
- Townsend, C.H.T. (1934-1942) *Manual of myiology in twelve parts*. Privately published by Charles Townsend & Filhos, Itaquaquecetuba, Charles Townsend & Filhos. [Each part individually paginated for a total of 3760 pp.].
- Townsend, C.H.T. (1936) Manual of Myiology. Part III. Oestroid classification and habits. Gymnosomatidae to Tachinidae. *Itaquaquecetuba, Charles Townsend & Filhos*.
- Tschorsnig, H.P. (1985) Taxonomie forstlich wichtiger Parasiten: Untersuchungen zur Struktur des männlichen Postabdomens de Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae). *Stuttgarten Beiträge zur Naturkunde Serie A (Biologie)*, **383**, 1–137.
- Tschorsnig, H.P. & Richter, V.A. (1998) Family Tachinidae. *Contribution to a Manual of Palaearctic Diptera (With Special Reference to Flies of Economic Importance)*, Vol. **3**, Higher Brachycera (ed. by L. Papp and B. Darvas), pp. 691–827. Science Herald, Budapest.
- Verbeke, J. (1962) *Contribution a l'étude des Tachinidae africains (Diptera)*. Exploration Hydrobiologique des Lacs Kivu, Édouard et Albert (1952-1954). Résultats scientifiques, **3**, 77–187 + 25 pls.
- Verbeke, J. (1963) The structure of the male genitalia in Tachinidae (Diptera) and their taxonomic value. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*, **114**, 1–5.
- Wilkinson, M. (1991) Homoplasy and parsimony analysis. *Systematic Zoology*, **40**, 105–109.
- Wood, D.M. (1985) A taxonomic conspectus of the Blondeliini of North and Central America and the West Indies (Diptera; Tachinidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **132**, 1–130.
- Wood, D.M. (1987) Tachinidae. *Manual of Nearctic Diptera, Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 28* (ed. by J.F.McAlpine, B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth and D.M. Wood), Vol. **2**, pp. 1193–1269. Canadian Government Publishing Centre, Hull.

- Wood, D.M. & Zumbado, M.A. (2010) Tachinidae (tachinid flies, parasitic flies). Pp. 1343–1417.
In: Brown, B.V., Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M., Woodley, N.E. & Zumbado, M.A.
(eds.), *Manual of Central American Diptera*. Volume 2. NRC Research Press, Ottawa. xvi + 715–
1442 pp.
- Ziegler, J. (1998) Die Morphologie der Puparien und der larvalen Cephalopharyngealskelette der
Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae) und ihre phylogenetische Bewertung. *Studia Dipterologica*.
Supplement 3, 1–244.