

KIRSTERN LICA FOLLMANN HASEYAMA

***Charadrella* Wulp (Diptera: Muscidae): filogenia, taxonomia e
biogeografia**

Curitiba
2010

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

KIRSTERN LICA FOLLMANN HASEYAMA

***Charadrella* Wulp (Diptera: Muscidae): filogenia, taxonomia e biogeografia**

Dissertação de Mestrado apresentado à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Área de concentração em Entomologia) da Universidade Federal do Paraná como requisito parcial para a obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho

Curitiba
2010

In memoriam
Tsukio Haseyama

AGRADECIMENTOS

Ao professor Claudio José Barros de Carvalho pela orientação (em diversos sentidos) e conversas sobre os mais variados assuntos.

Aos integrantes do Laboratório de Biodiversidade e Biogeografia de Diptera por toda a ajuda fornecida nesses anos de convivência. Cada um da sua forma contribuiu de forma inestimável para este trabalho, entre outras coisas.

Aos integrantes do Programa de Pós-Graduação em Entomologia (estudantes e professores), aos ex-colegas de graduação, principalmente aqueles que fizeram parte do Cladson e também àqueles que não fizeram, mas me ajudaram com programas, metodologias, referências, etc.

À professora Valéria Cid Maia pelo empréstimo de material. Também a todos os integrantes do laboratório de Diptera do MNRJ, especialmente a professora Márcia Souto Couri.

À professora Jane Costa por permitir minha visita à CEIOC. A todos os integrantes do laboratório de Diptera do FIOC, especialmente Danielle Cerri.

Ao professor Carlos José Einicker Lamas pelo empréstimo de material e pela acolhida na minha passagem por São Paulo. A todos os colegas do Museu de Zoologia da USP.

Ao professor Silvio Shigueo Nihei pelas conversas e pela revisão do material do AMNH, BMNH, CNC e ZMHU. Aos estudantes do Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Diptera, especialmente Jéssica Paula Gillung pela acolhida.

Ao professor Eduardo Botelho Andrade de Almeida pela ajuda com os esquemas de pesagem e todas discussões sobre biogeografia desde a graduação.

Ao doutor Peter Löwenberg-Neto pelo *shape-file* utilizado no trabalho. Ao doutor Jaime Iván Rodriguez Fernandez pela disponibilização do material da CBF.

Ao CNPq pela bolsa de estudos. Ao Taxonline pelas fotos do trabalho.

Todos vocês, e muitas pessoas e instituições que deixaram de ser citadas colaboraram para que eu chegasse até aqui. Muito obrigada.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	1
RESUMO.....	3
ABSTRACT.....	4
INTRODUÇÃO.....	5
OBJETIVOS.....	6
MATERIAL E MÉTODOS.....	7
Material examinado.....	7
Táxons terminais.....	7
Análise morfológica.....	8
Terminologia.....	8
Construção dos caracteres.....	8
Análise cladística.....	9
Construção dos mapas.....	11
Análise biogeográfica.....	11
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	12
Taxonomia.....	13
<i>Charadrella</i> Wulp 1896.....	13
Chave de identificação para as espécies de <i>Charadrella</i>	15
Revisão das espécies.....	16
<i>C. albuquerquei</i>	16
<i>C. macrosoma</i>	17
<i>C. malacophaga</i>	19
<i>Charadrella</i> sp. nov. 1.....	23
<i>Charadrella</i> sp. nov. 2.....	24
Lista de caracteres.....	26
Filogenia.....	30
Biogeografia.....	34
CONCLUSÕES.....	37
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	38

TABELAS	44
Matriz de caracteres (em 3 partes)	44
Índices da análise cladística de <i>Charadrella</i> e gêneros próximos	47
Índices da análise cladística da matriz de Couri & de Carvalho (2003)	47
Clados que contém <i>Charadrella</i> em cada análise	48
Localidades com registro de coleta das espécies de <i>Charadrella</i>	49
FIGURAS	50
ANEXO 1: Material examinado	74

LISTA DE FIGURAS

Figs. 1-5: V esternito dos machos de <i>Charadrella</i> , vista dorsal. (1) <i>C. albuquerquei</i> ; (2) <i>C. macrosoma</i> ; (3) <i>C. malacophaga</i> ; (4) <i>Charadrella</i> sp. nov 1; (5) <i>Charadrella</i> sp. nov. 2	51
Figs. 6-10: Epândrio, surstilos e cercos dos machos de <i>Charadrella</i> , vista dorsal. (6) <i>C. albuquerquei</i> ; (7) <i>C. macrosoma</i> ; (8) <i>C. malacophaga</i> ; (9) <i>Charadrella</i> sp. nov 1; (10) <i>Charadrella</i> sp. nov. 2	52
Figuras 11-15: Epândrio, surstilos e cercos dos machos de <i>Charadrella</i> , vista lateral. (11) <i>C. albuquerquei</i> ; (12) <i>C. macrosoma</i> ; (13) <i>C. malacophaga</i> ; (14) <i>Charadrella</i> sp. nov 1; (15) <i>Charadrella</i> sp. nov. 2	53
Figs. 16-20: Edeago, gonópodo e parâmero de <i>Charadrella</i> , vista lateral. (1) <i>C. albuquerquei</i> ; (2) <i>C. macrosoma</i> ; (3) <i>C. malacophaga</i> ; (4) <i>Charadrella</i> sp. nov 1; (5) <i>Charadrella</i> sp. nov. 2	54
Figs. 21-24: Hipoprocto, epiprocto e cercos das fêmeas de <i>Charadrella</i> , vista dorsal. (21) <i>C. albuquerquei</i> ; (22) <i>C. macrosoma</i> ; (23) <i>C. malacophaga</i> ; (24) <i>Charadrella</i> sp. nov. 2	55
Figs. 25-29: Hábito dos machos de <i>Charadrella</i> , vista lateral. (1) <i>C. albuquerquei</i> ; (2) <i>C. macrosoma</i> ; (3) <i>C. malacophaga</i> ; (4) <i>Charadrella</i> sp. nov 1; (5) <i>Charadrella</i> sp. nov. 2	56
Figs. 30-33: Cabeça, machos. (30) <i>Itatingamyia</i> sp., vista lateral; (31) <i>Pseudoptilolepis elbida</i> , vista lateral; (32) <i>Cytoneuropsis conspersa</i> , vista frontal; (33) <i>Philornis downsi</i> , vista frontal	57
Fig. 34: Asa de <i>Charadrella malacophaga</i> , vista dorsal	58
Figs. 35-39: Perna do macho. (35) <i>Itatingamyia</i> sp., vista anterior, perna I; (36) <i>Charadrella malacophaga</i> , vista anterior, perna II; (37) mesmo, <i>Mesembrina meridiana</i> ; (38) <i>Charadrella malacophaga</i> , vista anterior, perna III; (39) <i>Ochromusca trifaria</i> , vista posterior, perna III	58
Fig. 50: I esternito de <i>Charadrella malacophaga</i> , vista dorsal	59
Figs. 51-53: Ovipositor, vista dorsal: (51) <i>Cariocamyia maculosa</i> ; (52) <i>Philornis aitkeni</i> ; (53) <i>Neomuscina sanespra</i>	60

Figs. 54-57: (54) esternito V <i>Cyrtoneuropsis conspersa</i> , vista dorsal; (55) esternito V <i>Cariocamyia maculosa</i> , vista dorsal; (56) Cercos e surstilos <i>Itatingamyia</i> sp. vista lateral; (57) Edeago <i>Charadrella malacophaga</i> vista lateral e gonópodos, vista dorsal...	61
.....	
Fig. 58: Um dos cladogramas mais parcimoniosos obtidos com pesagem igual.....	62
Fig. 59: Um dos cladogramas mais parcimoniosos obtidos com pesagem igual e pesagem implícita ($k \geq 6$).....	63
Fig. 60: (em duas partes): Consenso estrito dos dois cladogramas mais parcimoniosos gerados com pesos iguais.....	64
Fig. 61: Cladograma mais parcimonioso obtido com pesagem sucessiva.....	66
Fig. 62: Cladograma mais parcimonioso obtido com pesagem implícita ($k= 1-4$).....	67
Fig. 63: Cladograma mais parcimonioso obtido com pesagem implícita ($k= 5$).....	68
Fig. 64: Consenso estrito de todos os cladogramas obtidos através da pesagem igual, sucessiva e implícita	69
Figs. 65-69: Clados que contém <i>Charadrella</i> obtidos pela reanálise dos da matriz de Couri & de Carvalho (2003). (64) Consenso da pesagem igual; (65) Pesagem sucessiva; (66) Pesagem implícita ($k=1$); (67) Pesagem implícita ($k=2$); (68) Pesagem implícita ($k=2-15$)	70
Fig. 70: Mapa mostrando a distribuição das espécies de <i>Charadrella</i> com cladograma sobreposto	71
Fig. 71: Mapa mostrando a distribuição de <i>Charadrella</i> , <i>Cariocamyia</i> , <i>Itatingamyia</i> , <i>Ochromusca</i> e <i>Alluaudinella</i> com cladograma sobreposto.....	72
Fig. 72. Cladograma de área de <i>Charadrella</i> gerado através do BPA e do TreeFitter..	73

RESUMO

Charadrella (Muscidae) é um gênero Neotropical cujas larvas se desenvolvem em Gastropoda, Pulmonata. Este hábito é compartilhado com gêneros da região Neotropical (*Cariocamyia*) e Paleotropical (*Aethiopomyia*, *Alluaudinella* e *Ochromusca*). Diferentes autores consideraram estes gêneros como um grupo proximamente relacionado, apesar da sua distribuição disjunta. *Charadrella* possui três espécies: *C. albuquerquei* de Carvalho, 1985, *C. macrosoma* Wulp, 1896, e *C. malacophaga* Lopes, 1938. Estas espécies foram revisadas e duas novas espécies são descritas, da Bolívia e do Brasil. É apresentada uma chave de identificação baseada em caracteres de adultos, machos e fêmeas. A filogenia do gênero foi hipotetizada a partir de caracteres morfológicos e o relacionamento resultante foi (*C. albuquerquei*, (*C. macrosoma*, (*C. malacophaga*, (*Charadrella* sp. nov. 1, *Charadrella* sp. nov. 2))))). Adicionalmente as relações entre *Charadrella* e gêneros próximos foram investigadas. A análise cladística foi realizada usando 23 espécies de nove gêneros neotropicais e três paleotropicais, além de dois grupos externos. A análise resultou em duas árvores mais parcimoniosas. A monofilia de *Charadrella* foi suportada por 10 caracteres. Os caracteres não-homoplásicos são: V esternito com projeções cuneiformes; surstilos compactos, não laminares; surtilos duas vezes mais longos que a placa cercal; gonópodos fundidos na base. O clado que contém *Charadrella* no consenso estrito foi (*Dichaetomyia*, *Alluaudinella*, *Ochromusca*, (*Itatingamyia*, (*Cariocamyia*, *Charadrella*))). Os resultados corroboram a posição destes gêneros dentre os Dichaetomyiinae. A busca por árvores foi feita também com as pesagens sucessiva e implícita. Os resultados variaram, mas o relacionamento das espécies de *Charadrella* e entre estas e *Cariocamyia* foram os mesmos em todos os parâmetros utilizados. Os dados de distribuição foram estudados com métodos cladísticos de padrão e de eventos. Os relacionamentos intragênicos de *Charadrella* são inteiramente consistentes com um padrão vicariante. Os relacionamentos intragênicos são consistentes com um padrão Godwânico, no entanto a datação desse clado seria necessária para outras conclusões.

Palavras-chave: chave de identificação, novas espécies, região Neotropical.

ABSTRACT

Charadrella (Muscidae) is a genus of Neotropical flies whose larvae breed in snails (Gastropoda: Pulmonata). This larval habit is common to other Neotropical (*Cariocamyia*) and Paleotropical (*Alluaudinella* and *Ochromusca*) genera, for which they are often considered to be closely related, despite their disjunct distributions. *Charadrella* comprises three species: *C. albuquerquei* Carvalho, 1985, *C. macrosoma* Wulp, 1896, and *C. malacophaga* Lopes, 1938. We revise these and describe two additional species from Bolivia and Brazil. A phylogenetic hypothesis for the genus was inferred from morphological characters: (*C. albuquerquei*, (*C. macrosoma* (*C. malacophaga*, (*Charadrella* sp. nov. 1, *Charadrella* sp. nov. 2))))). Additionally, we investigate the relationship of *Charadrella* with closely related genera. Cladistic analysis included 23 species from nine neotropical and three paleotropical genera and two outgroups. The analysis resulted in two trees. *Charadrella* monophyly was supported by six homoplasies and four synapomorphies: V esternite with wedge shaped projections; surstylus compact, not flatten; surstylus twice as long as cercal plate; gonopods united at base. The strict consensus clade with *Charadrella* was (*Dichaetomyia*, *Alluaudinella*, *Ochromusca*, (*Itatingamyia*, (*Cariocamyia*, *Charadrella*))), supporting that these genera are in the Dichaetomyiinae. Implied and successive weighting were also used to find trees. Results varied, but the relationships among the *Charadrella* and with *Cariocamyia* was the same in all analyses. Intrageneric *Charadrella* relationships are due to vicariance. Intergeneric relationships support Gondwana pattern, however dating the clade would be necessary for further conclusions.

Key words: identification key, Neotropical region, new species.

INTRODUÇÃO

Muscidae é uma das maiores famílias de Diptera e a maior família dentre os Muscoidea. As mais de 4500 espécies alocadas dentre cerca de 180 gêneros (de Carvalho *et al.* 2005) possuem hábitos variados. As larvas podem se alimentar de fezes, fungos, matéria orgânica vegetal ou animal em decomposição e tecido vivo vegetal ou animal, embora a maioria das espécies tenha biologia desconhecida (Hucket & Vockeroth 1981).

Dentre os gêneros cujas larvas se nutrem de matéria orgânica animal está um grupo que se alimenta de Pulmonata (Gastropoda) mortos (Lopes 1938; Skidmore 1985) ou moribundos (Albuquerque 1947). Estes gêneros se encontram distribuídos pelas regiões Neotropical e Paleotropical. Nesta região são conhecidos *Aethiopomyia* Malloch, *Alluaudinella* Giglio-Tos e *Ochromusca* Malloch (Pont & Dear 1976; Skidmore 1985). Dentre os gêneros Neotropicais, estão *Cariocamyia* Snyder (d'Almeida 1994) e *Charadrella* Wulp (Lopes 1938).

Os adultos de *Charadrella* caracterizam-se pelos olhos com poucos cílios; arista plumosa; acrosticais 0:1; caliptra inferior subtruncada; flagelômero longo, atingindo o epistoma; anepímero setuloso em toda sua extensão; parede pós-alar nua; esternito I setuloso e macho dicóptico (de Carvalho & Couri 2002).

Depois da descrição original do gênero e da espécie tipo *Charadrella macrosoma* por Wulp (1896), o próximo trabalho a tratar de *Charadrella* foi de Aldrich (1918) que corrigiu e ampliou a descrição da espécie, que ao contrário do que afirmava o autor original, não possui cerdas no meron. Lopes (1936) descreveu a segunda espécie do gênero, *Charadrella malacophaga*, incluindo o pupário. A revisão desta descrição foi feita por Albuquerque (1947), onde é também descrita a larva de terceiro instar e redescrito o pupário. de Carvalho (1980) fez a primeira revisão do gênero. Posteriormente, o mesmo autor (1985) descreveu a terceira espécie do gênero, *Charadrella albuquerquei*. No mesmo trabalho foi apresentada uma chave para o gênero com ilustrações da genitália. Couri (1996) descreveu e ilustrou a larva de

segundo instar de *Charadrella malacophaga* e posteriormente descreveu a espermateca e estruturas quitinizadas correlatas (Couri 1998).

Um aspecto bastante discutido de *Charadrella* é a subfamília a qual pertence. Primariamente, Wulp (1896) alocou o gênero em Anthomyiinae pelo formato da veia anal, sem curva pronunciada. Hennig (1965) e de Carvalho *et al.* (2005) colocam o gênero dentre os Cyrtoneuriniinae. É reconhecido que Cyrtoneuriniinae não é uma subfamília monofilética (Couri & de Carvalho 2002; de Carvalho *et al.* 2005), sendo que sua monofilia foi reconhecida por Hennig (1965) pela sua distribuição restrita à região Neotropical. Couri & de Carvalho (2003) alocaram *Charadrella* dentre os Dichaetomyiinae, sendo os primeiros a posicionar o gênero com base em uma análise cladística. Esta hipótese foi corroborada por Soares (2008).

Sobre os relacionamentos de *Charadrella* com outros muscídeos, Couri & de Carvalho (2003) mostram *Charadrella* formando um grupo monofilético com os gêneros Paleotropicals (*Alluaudinella*, (*Aethiopomyia*, *Ochromusca*)). Este relacionamento foi baseado, entre outros caracteres, pela presença da larva parasita de Gastropoda. Esse resultado levou os autores a sugerirem um padrão Gondwânico para Dichaetomyiinae e o surgimento da família no Terciário Inferior. Em Soares (2008) gênero estava no clado (*Alluaudinella*, (*Aethiopomyia*, (*Charadrella*, (*Cariocamyia*, *Ochromusca*))))), sendo a primeira a fazer a relação entre estes baseando-se apenas em caracteres de adultos, e a sugerir a relação de *Cariocamyia* com os demais gêneros apresentados.

OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo geral revisar as espécies de *Charadrella*, e compreender a sua evolução através da interpretação da sua morfologia e distribuição geográfica. São objetivos específicos:

1. Redescrever as espécies examinadas;
2. Descrever as possíveis novas espécies;
2. Propor um relacionamento filogenético para as espécies do gênero;

3. Propor um posicionamento de *Charadrella* dentro de Muscidae através da análise cladística;
4. Propor uma hipótese biogeográfica para explicar o padrão distribuição das espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

Material examinado

Os exemplares examinados foram provenientes das seguintes instituições:

AMNH - American Museum of Natural History, Nova Iorque, Estados Unidos.

BMNH - The Natural History Museum, Londres, Reino Unido.

DZUP - Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.

CBF - Colección Boliviana de Fauna, La Paz, Bolívia.

CEIOC - Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz, Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil.

CNC - Canadian National Collection of Insects, Ottawa, Canadá.

MNRJ - Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

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

ZMHU - Museum für Naturkunde, Leibniz-Institut für Evolutions, und Biodiversitätsforschung an der Humboldt-Universität zu Berlin, Alemanha.

Para a listagem do material examinado, utilizou-se das aspas para indicar o conjunto de etiquetas de um indivíduo ou grupo de indivíduos; barras (/) representam mudança de linha e barras verticais (|) mudança de etiqueta. Indivíduos com mesma localidade e coletor mas com datas de coleta diferentes foram assinalados com a expressão “idem” e em seguida indicada a data para aquele conjunto de espécimes.

Táxons terminais

Foram incluídos 25 táxons terminais, incluindo dois terminais de grupos externos. Adicionalmente às espécies de *Charadrella*, foram incluídas espécies que poderiam auxiliar a hipotetizar o posicionamento do gênero dentro de Muscidae. Esta escolha baseou-se nos trabalhos de Couri & de Carvalho (2003) e Soares (2008), que indicaram diferentes gêneros como possível grupo irmão de *Charadrella*.

Análise morfológica

Os caracteres morfológicos externos dos exemplares foram examinados sob microscópio esterioscópico. As terminálias, quando possível, foram examinadas sob microscópio óptico após tratamento para clarificação de acordo com o protocolo de Gurney *et al.* (1964). Posteriormente, as terminálias foram acomodadas em microtubos contendo glicerina e alfinetadas junto ao espécime original.

Os desenhos das terminálias foram feitos com o auxílio de câmera clara em papel sulfite e posteriormente trabalhados com nanquim em papel vegetal. Foram então digitalizados e tratados no computador.

As terminálias de *Alluaudinella* não foram examinadas. As espécies *Charadrella* sp. nov. 1 e *Itatingamyia* sp. tiveram apenas o macho examinado.

Terminologia

A terminologia seguiu McAlpine (1981) com modificações propostas por de Carvalho (1989) e Nihei & de Carvalho (2007a).

Foram utilizadas as seguintes abreviaturas para a descrição das pernas: A: face anterior; D: face dorsal; P: face posterior; V: face ventral; AD: face ântero-dorsal; AV: face ântero-ventral; PD: face pósterio-dorsal; PV: face pósterio-ventral.

Construção de caracteres

Os caracteres foram construídos com base na observação dos adultos. Adicionalmente, foram utilizados caracteres previamente publicados (Nihei & de Carvalho 2007a; Soares 2008). Estes caracteres foram utilizados na sua forma original ou com modificações. A atribuição dos estados de cada carácter a cada uma das espécies, no entanto, foi feita em todos os casos baseando-se na observação dos espécimes disponíveis.

A matriz de caracteres foi construída no programa Winclada (Nixon 2002). Os caracteres foram tratados como não ordenados.

Análise cladística

Os seguintes procedimentos foram utilizados para todas as análises descritas a seguir: busca pelas árvores mais parcimoniosas por busca heurística com 1000 replicações e 100 árvores salvas a cada replicação; algoritmo “tree-bisection reconnection”; otimização dos caracteres e edição de árvores através da interface Winclada; ramos colapsados quando apresentaram comprimento igual a zero.

Foi realizada análise de parcimônia sob pesos iguais, pesagem implícita (Goloboff 1993) e sucessiva (Farris 1969), como uma forma de análise de sensibilidade baseada na congruência (Wheeler 1995). Esta análise tem o objetivo de explorar a “resistência” dos clados e o comportamento dos índices estatísticos aplicados à cladística diante de diferentes parâmetros de análise. A topologia preferida dentre as obtidas pelos parâmetros analisados, deve ser aquela que possui o maior poder explanatório, ou seja, que minimiza o comprimento e maximiza o ajuste da árvore (*fit*); aqueles relacionamentos que podem ser resgatados diante de um pequeno número de parâmetros (*e.g.* diferentes esquemas de pesagem) são então considerados menos confiáveis por exibirem menor congruência (Prendini 2003). Assim como o Suporte de Bremer essa análise possui a propriedade de não interferir nos dados (Bremer 1994), ao contrário de medidas como *Jackknife* e *Bootstrap*. Exemplos da utilização deste tipo de análise com caracteres morfológicos podem ser encontrados na forma acima descrita ou com modificações em Prendini (2003), Ramirez (2003), Nihei & de Carvalho (2004, 2007a e b), Bueno-Villegas *et al.* (2008) e Ribeiro (2008). Goloboff *et al.* (2008a) no

entanto, se mostram contra a escolha de uma determinada topologia através desse tipo de análise. Ao invés disso, os resultados deveriam ser utilizados em consenso, e apenas aqueles relacionamentos que aparecem em todas as concavidades analisadas (no caso da pesagem implícita) deveriam ser considerados.

As análises de parcimônia sob pesagem igual e implícita foram realizadas utilizando o programa TNT (Goloboff *et al.* 2008b). Na pesagem implícita o peso dos caracteres é calculado simultaneamente a cada uma das reconstruções e a escolha das melhores árvores se dá pelo maior *fit* total, que é a soma do *fit* de cada um dos caracteres. Este é calculado pela equação $Fi = k/(k + es)$, ou seja o *fit* do caráter é o resultado da divisão da constante de concavidade (*k*) pela somatória da mesma com o número de passos extras que o caráter possui (*es*). Assim sendo, árvores com maior *fit* são aquelas que possuem mais caracteres com um menor número de passos extras (*i.e.* menor grau de homoplasia). Um baixo valor de *k* irá dar um peso baixo aos caracteres homoplásicos, e quanto maior o valor de *k*, mais “suave” a função se torna, até que assumindo um valor infinito ela se torne idêntica a pesagem igual (Goloboff 1993). Por considerar-se que não há razão *a priori* para a escolha de um único valor de *k*, as análises devem ser feitas até que atinjam a estabilidade (*i.e.* a topologia não mude mais). No caso foram utilizados valores de *k* de 1 a 15.

A análise com pesagem sucessiva foi realizada com o programa NONA versão 2.0 (Goloboff 1999) com o auxílio da extensão *swt.run*. Ao contrário da pesagem implícita a pesagem sucessiva depende de uma análise inicial com pesos iguais. Os caracteres recebem um peso conforme seu grau de homoplasia na primeira análise e os dados são rodados novamente. Isso irá acontecer sucessivamente até que a topologia se estabilize. Há na literatura uma série de críticas a esse tipo de abordagem, que foram reunidas por Nihei & de Carvalho (2007a). A intenção aqui, no entanto, é observar como os dados se comportam diante de diferentes parâmetros, sendo assim justificável seu uso, como em outros trabalhos da literatura recente (Prendini 2003; Ramirez 2003; Nihei & de Carvalho 2004, 2007a, b; Ribeiro 2008, entre outros).

Adicionalmente, o suporte dos ramos foi estimado através do Suporte de Bremer, com 10 passos adicionais. Outros índices calculados foram o comprimento da árvore, *fit* total, índice de consistência e retenção, todos através do programa TNT.

Além das análises com dados originais, fez-se uma reanálise da matriz de Couri & de Carvalho (2003). O trabalho original utilizou o programa Hennig86 (Farris 1988) para fazer a busca pela árvore mais parcimoniosa apenas com pesagem sucessiva. Essa abordagem não tem sido utilizada atualmente na literatura a não ser para comparação com topologias obtidas por outras metodologias, como é o caso do presente estudo. Assim, realizou-se a reanálise da matriz a fim de torná-la comparável a outros trabalhos recentes.

Foram utilizados os três algoritmos de otimização disponíveis, ACCTRAN (*accelerated transformation optimization*), que coloca os caracteres ambíguos nos ramos mais internos e depois se utiliza da reversão, e DELTRAN (*delayed transformation optimization*), que coloca os caracteres ambíguos nos ramos mais externos, preferindo a convergência, ambos criados por Swofford & Maddison (1987). E por fim a não ambígua, que utiliza apenas os caracteres com uma única possibilidade de reconstrução.

Construção dos mapas

Os dados de localização geográfica obtidos na literatura e em etiquetas de espécimes de coleções entomológicas foram organizados em planilhas, constando espécie, país, localidade, latitude e longitude. Estes dados foram inseridos no programa Arc Map 9.2 (ESRI 1999-2006) com o *shape file* fornecido pelo Dr. Peter Löwenberg-Neto (comunicação pessoal). O *shape* é um arquivo que permite ao usuário ver em um mapa onde se localiza um determinado ponto georeferenciado. No caso, o *shape file* utilizado está baseado nas áreas de Nihei & de Carvalho (2007b), que combina as classificações de Amorim & Pires (1996) com a Amazônia dividida em duas porções, noroeste e sudeste e Morrone (2006), para o restante da América Latina e Caribe. O *shape file* foi sobreposto ao *raster* de altitude GTopo 30 (USGS 2001). O *raster* é uma imagem sem referência espacial, que no caso do GTopo dá a noção de altitude através de diferentes tons de cinza, sendo as áreas mais escuras mais altas e vice-versa.

Os mapas construídos foram utilizados para reconhecer quais regiões biogeográficas cada uma das espécies analisadas ocupa.

Análise biogeográfica

Foram utilizados dois tipos de abordagem da biogeografia cladística, métodos de padrão e métodos de eventos (Ronquist & Nylin 1990). Os primeiros procuram explicar a história evolutiva dos seres vivos através dos seus padrões de distribuição atuais e filogenia, ou seja pela congruência histórica e espacial. Os métodos de eventos utilizam-se de modelos para reconstruir os possíveis processos que levaram à distribuição atual dos seres vivos. Para tanto propõem diferentes custos aos processos de dispersão, extinção, especiação simpátrica e vicariância, segundo as suas probabilidades. A partir da análise da filogenia e da distribuição geográfica, estes processos são sugeridos de forma a minimizar os custos, e uma ou mais hipóteses ótimas são apresentadas.

Para a abordagem de padrão foi utilizada a BPA, Análise de Parcimônia de Brooks (Brooks 1981) pelo programa NONA versão 2.0, através do Winclada. O método de eventos utilizado foi o *Tree Fitting* (Ronquist 2003) através do programa TreeFitter versão 1.3B1 (Ronquist 2000). Tanto o *Tree Fitting* quanto a BPA possuem a propriedade de reconciliar a filogenia do táxon ou táxons em questão com a sua distribuição e uma árvore de origem independente, idealmente de origem geológica. No caso, foi utilizado o cladograma geral de áreas de Nihei & de Carvalho (2007b). A diferença nas duas abordagens está em como as árvores são reconciliadas: no caso da BPA através da parcimônia; no *Tree Fitting* serão geradas as topologias possíveis para o conjunto de áreas e as árvores mais parcimoniosas serão escolhidas dentre aquelas que conseguem explicar os dados minimizando eventos com alto custo (extinção e dispersão) e maximizando os eventos sem custo (vicariância e especiação simpátrica), de forma que a topologia proposta seja condizente com um cenário evolutivo baseado principalmente em vicariância e especiação simpátrica. O programa TreeFitter infere quais eventos teriam acontecido em cada um dos nós e terminais, dispensando interpretações *a posteriori* dos eventos geradores do padrão. Além disso, apresenta índices de significância das reconstruções, permitindo descartar reconstruções e eventos pouco prováveis.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Taxonomia

Charadrella Wulp

Charadrella Wulp, 1896: 341. Espécie tipo: *macrosoma* Wulp.

Diagnose: Machos dicópticos; olhos com cílios curtos e esparsos; flagelômero longo, atingindo o epistoma; face profundamente escavada, ocultando parcialmente o flagelômero quando em vista lateral; arista plumosa; dorsocentrais 2:3; acrosticais 0:1; espiráculo posterior nu; caliptra inferior quadrática insinuando-se sob o subescutelo; I esternito setuloso; veias M e R₄₊₅ divergentes apicalmente; calcar indiferenciada.

Os caracteres abaixo mencionados também se encontram em todas as espécies do gênero:

Coloração: parafaciália e gena amarelo-claras; gena com uma mancha marrom abaixo de cada um dos olhos, podendo ser mais ou menos evidente; probóscide amarela-escura; premento fosco; arista amarela com a metade apical marrom e cílios marrons; *vita frontal* marrom a amarela-escura com microcílios amarelos e triângulo amarelo claro estendendo-se desde a porção posterior do triângulo ocelar até o terceiro par de cerdas frontais; calo ocelar marrom; parafrontalia amarela-escura a marrom. Tórax lateralmente amarelo claro, com algumas regiões escurecidas, podendo ainda apresentar polinosidade; escuto marrom com cinco faixas polinosas cinzentas. Caliptras brancas a amarelas; caliptra superior com o bordo escurecido. Pulvilos e garras tarsais brancos, estas apicalmente escurecidas. Asa hialina a amarela com veias marrons; terço superior marrom, sendo esta coloração mais forte desde o ápice da subcostal até o ápice da R₂₊₃, podendo apresentar duas manchas mais ou menos conspícuas no ápice das veias R₄₊₅ e M; células cubital posterior e porção proximal da basal radial levemente marrons.

Cabeça: Olhos com ciliação reduzida no número e tamanho dos cílios; omatídeos ântero-internos do macho não alargados; olho com margem inferior acima do nível de inserção das vibrissa. Cerdas fronto-orbitais: 2 pares reclinados; cerdas fronto-orbitais proclinadas ausentes; cerdas ocelares fortes e divergentes; cerdas verticais internas fortes e convergentes, semelhantes em tamanho às verticais externas, estas divergentes. Calo ocelar com uma fileira de cílios que continua até as pós-ocelares. Cerdas pós-ocelares divergentes e semelhantes em tamanho às para-verticais, estas convergentes. *Vita frontal* sem cerdas. Placa fronto-orbital ciliada em toda sua extensão e com algumas cerdas na altura do calo ocelar que excedem a linha das cerdas fronto-orbitais, porém sem chegar a ultrapassar a linha que divide a placa fronto-orbital da *vita frontal*. Parafacialia ciliada em toda a sua extensão. Antena inserida acima do nível médio do olho. Flagelômero cerca de 5 a 6 vezes mais comprido que o pedicelo. Arista aproximadamente tão longa quanto o flagelômero e plumosa em ambas as faces com cílios dorso-internos bem desenvolvidos. Palpos espatulados.

Tórax: Escuto uniformemente recoberto por cílios pretos. Cerda para-umeral ausente; cerda pós-umeral forte; cerda pré-sutural semelhante à pós-umeral. Notopleura: 2 cerdas fortes e semelhantes entre si e sem cílios de revestimento. Dorsocentrais: 2:3, sendo a pós-sutural posterior conspicuamente mais forte que as demais; pós-supra-alaras: 2, sendo a posterior cerca de 1,5 vezes maior que a anterior; intra-pós-alar ausente. Cerda pré-alar: 1 cerca de duas vezes menor que a supra-alar anterior; cerdas supra-alaras: 2, sendo a posterior semelhante à pré-alar. Proepisterno, proepímero, catepisterno e anepisterno com longas cerdas amarelas ou cílios mais curtos e pretos; prosterno ciliado nas bordas com longos cílios amarelos; anepímero com cílios longos e amarelos ou cílios curtos e pretos tanto na porção dorsal quanto ventral; ampola maior, anatergito, meron, catepímero, borda supra-esquamal e parede pós-alar nus; metacatepisterno ciliado com cílios amarelos fracos e curtos; catatergito pubescente. Espiráculo metatorácico ovóide, maior que a cabeça do halter e nu. Caliptra inferior subtruncada, cerca de 2,5 vezes maior que a superior e uniformemente ciliada com cílios pequenos.

Abdômen: I esternito com finas cerdas amarelas nos bordos.

Asas: Subcosta sinuosa; veias A_1+CuA_2 longa e A_2 sem curvatura pronunciada; ambas não atingindo o bordo da asa. Membrana alar uniformemente ciliada com exceção da célula basal costal, que é nua tanto dorsal quanto ventralmente; esclerito subcostal nu; todas as veias nuas, com exceção da subcosta.

Pernas: Fêmur I: AD, D e PV com uma fileira de cerdas; tíbia I: PV e D com 1 forte cerda apical. Fêmur II: A com uma série desalinhada de cerdas eriçadas na metade basal; PV com 3-4 cerdas espaçadas na base; tíbia II: P com 2 cerdas medianas; PV com 1 cerda apical forte. Fêmur III: AD com uma fileira de cerdas na metade basal e 1 cerda pré-apical; D com 1 cerda pré-apical; AV com 1 cerda mediana e 3 cerdas apicais; PV com uma série de 4 cerdas na metade basal; tíbia III: AD com uma série de cerdas levemente diferenciadas, sendo uma das cerdas medianas mais forte; AV com 1 cerda submediana destacada e forte cerda apical; calcar fraca; coxa III nua na face posterior.

Comentários: *Charadrella* apresenta anteriormente uma cerda pré-sutural na fila das dorsocentrales, que no entanto não foi considerada como sendo uma dorsocentral por estar desalinhada em relação às demais.

Chave de identificação para as espécies de *Charadrella*

1. Fêmures dos machos marrons com manchas amarelas nas junções coxa-fêmur e fêmur-tíbia (mais acentuadamente na região ventral), podendo o fêmur posterior ser amarelado (Figs. 25, 27-29); fêmeas com hipoprocto retangulóide; cercos da fêmea com extensão digitiforme baso-lateral voltada para baixo (Figs. 22-24) 2
- 1'. Fêmures dos machos amarelos; fêmeas com hipoprocto aproximadamente trapezóide; cercos da fêmea com extensão digitiforme baso-lateral voltada para baixo (Fig. 21) (Amapá, Pará: Brasil)..... *Charadrella albuquerquei* (Fig. 25)
2. Surstilos quando em vista lateral curvos (Figs. 13-15); placa cercal quando em vista dorsal com base convexa (Figs. 8-10); cercos da fêmea com base plana (Figs. 23-24). 3
- 2'. Surstilos quando em vista lateral aproximadamente retos (Fig. 12); placa cercal quando em vista dorsal com base côncava (Fig. 9); cercos da fêmea com base

- pontiaguda (Fig. 22) (Equador, Guatemala, Guiana, México, Panamá, Trinidad & Tobago, Venezuela).....*Charadrella macrosoma* (Fig. 26)
3. Placa cercal quando em vista dorsal aproximadamente tão longa quanto larga; junção da placa cercal aproximadamente na metade da sua extensão (Fig. 8) (Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, Minas Gerais: Brasil)..... *Charadrella malacophaga* (Fig. 27)
- 3'. Placa cercal quando em vista dorsal mais longa do que larga; junção da placa cercal aproximadamente na metade da sua extensão (Figs. 9-10)..... 4
4. Perna III do macho marrom com junção coxa fêmur amarela (Fig. 29); uma cerda intra-alar; catepisternais 0:2; quinto esternito acentuadamente trapezóide (Fig. 4) (Cochabamba: Bolívia).....*Charadrella* sp nova 1 (Fig. 29)
- 4'. Perna III do macho amarela a marrom-claro; duas cerdas intra-alares(Fig. 30); catepisternais 1:2; quinto esternito arredondado (Fig. 5) (Rondônia, Mato Grosso: Brasil).....*Charadrella* sp nova 2 (Fig. 30)

Revisão das espécies

Charadrella albuquerquei de Carvalho, 1985

(Figs. 1, 6, 11, 16, 21, e 25)

Charadrella albuquerquei de Carvalho, 1985: 379. Holótipo macho depositado no INPA - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Localidade tipo: Tucuruí, Pará, Brasil.

Macho. Medidas (n=1). 11.9mm (comprimento do corpo); 8.1mm (comprimento da asa); 1.01mm (espaço interocular à altura do ocelo anterior).

Coloração. Palpo amarelo claro. Flagelo amarelo ou marrom com polinosidade cinza. Escuto com uma faixa mediana pós-sutural amarela que atinge o ápice do escutelo. Halter amarelo. Fêmures amarelos. Tíbia I amarela, tíbia II de amarela a marrom e tíbia III marrom. Tarsos seguindo a coloração das tíbias. Abdômen marrom a marrom-escuro; sintergito amarelo com borda posterior marrom; III tergito amarelo com *vita* mediana marrom que se estende pela margem posterior. V tergito podendo apresentar duas manchas amarelas nas inserções das cerdas marginais laterais.

Cabeça. Cerdas frontais: 8 pares convergentes, sendo o segundo mais forte.

Tórax. Acrosticais: 0:1, conspicuamente mais fracas que as dorsocentrals. Calo umeral: uma cerda anterior e três basais, sendo a distal mais forte. Supra-alares: 2, sendo a anterior mais forte e cerca de duas vezes mais comprida que a pré-alar. Intra-alares: 2. Escutelo: 1 par de basais mais fraco, 1 par de laterais fortes, cerca de 2,5 vezes mais forte e comprido que os basais, 1 par de pré-apicais semelhantes ao basal e 1 par de apicais semelhante ao lateral. Pró-episterno: 1 cerda curvada para cima. Pró-epímero: 3 cerdas curvadas para cima, sendo a ventral semelhante à pró-episternal e as duas dorsais mais fortes. Anepisterno: uma fila de 6 cerdas fortes associadas a cerdas posteriores mais fracas. Catepisterenais: 1:2, sendo a anterior mais fraca e a posterior dorsal cerca de duas vezes mais forte e comprida do que aquela.

Asas. O parátipo macho analisado (DZUP) apresenta ventralmente uma cerda na base da veia tronco da asa direita.

Pernas. Fêmur II: P com 2 cerdas pré-apicais dispostas paralelamente.

Fêmea. Medidas (n=2). 10.71mm (comprimento do corpo), 7.8-9.1mm (comprimento da asa), 1.18-1.3mm (espaço interocular à altura do ocelo anterior).

Difere do macho no que segue: abdômen com coloração semelhante a do macho, diferindo-se por apresentar manchas amareladas nas laterais dos tergitos IV e V. Cerdas frontais: 6 pares.

Material examinado:

Material tipo: BRASIL: Pará: 1 ♂ parátipo e 1 ♀ parátipo “Brasil: Pará / Tucuruí / Vila Brava / 22-VI-1980 / eq. Nunes de Mello” (DZUP).

Outros exemplares: BRASIL: Amapá: 3 ♂ “Serra do Navio / Terr. Amapá BRASIL / 14-X-1957 / J. Lane leg.” (CEIOC), 1 ♂, idem, 15.X.1957 (CEIOC), 1 ♂, idem, 18.X.1957 (CEIOC), 1 ♂, idem, 20.X.1957 (CEIOC). Pará: 1 ♀ “Brasil Pará / Serra Norte / 3 alfa / 15 a 18-X-1986 | Armadilha Shanon | Brasil PA / M. Martins | MPEG” (DZUP).

Distribuição geográfica: Brasil: Pará, Amapá.

Charadrella macrosoma Wulp, 1896

(Figs. 2, 7, 12, 17, 22, e 26)

Charadrella macrosoma Wulp, 1896: 341. Lectótipo macho (aqui designado) depositado no BMNH - The Natural History Museum, Londres, Reino Unido. Localidade tipo: Norte de Yucatán, México.

Macho. Medidas (n=1). 9.8mm (comprimento do corpo); 8.6mm (comprimento da asa); 1.9mm (espaço interocular à altura do ocelo anterior).

Coloração: Palpo amarelo claro. Flagelo marrom-escuro com polinosidade cinza. Escuto com uma faixa mediana que atinge o ápice do escutelo; em alguns exemplares esta faixa só é visível no escutelo. Halter amarelo. Pernas marrons com manchas amarelas nas junções coxa-fêmur e fêmur-tíbia e terço basal do fêmur III amarelo. Abdômen marrom a marrom-escuro com sintergito amarelo com borda posterior marrom; III tergito com *vita* mediana marrom que se estende posteriormente na margem. V tergito podendo apresentar duas manchas amarelas nas inserções das cerdas marginais laterais.

Cabeça: Cerdas frontais: 7 pares convergentes, sendo o segundo mais forte.

Tórax. Acrosticais: 0:1, conspicuamente mais fracas que as dorsocentrais. Calo umeral: 1 cerda anterior e 3 basais, sendo a distal mais forte. Supra-alares: 2, sendo a anterior mais forte e cerca de duas vezes mais comprida. Intra-alares: 2, de tamanho parecido. Escutelo: 1 par de basais mais fraco, 1 par de laterais fortes, cerca de 2,5 vezes mais forte e comprido que os basais, 1 par de pré-apicais semelhantes ao basal e 1 par de apicais semelhante ao lateral. Pró-episterno: 2 cerdas curvadas para cima. Pró-epímero: 2 a 3 cerdas curvadas para cima, sendo a ventral semelhante à pró-episternal e as 2 dorsais mais fortes. Anepisterno: uma fila de 6 cerdas fortes associadas a cerdas posteriores mais fracas. Catepisternais: 1:2, sendo a anterior mais fraca e a posterior dorsal cerca de 2 vezes mais forte e comprida do que aquela.

Pernas. Fêmur III: P com 2 cerdas pré-apicais dispostas paralelamente.

Fêmea. Medidas (n=2). 11.2mm (comprimento do corpo), 9-9.14mm (comprimento da asa), 1-1.2mm (espaço interocular à altura do ocelo anterior).

Difere do macho no que segue: Fêmures amarelos, tíbias e tarsos marrom-claro. Abdômen com coloração semelhante a do macho, diferindo-se por apresentar manchas amarelas nas laterais dos tergitos IV e V, embora essas manchas sejam pouco visíveis em alguns exemplares.

Material examinado:

Material tipo: Lectótipo: ♂ (BMNH), aqui designado, etiquetas: “Co-/ Type | ♂ | B.C.A. Dipt. II./ Charadrella/ macrosoma/ v.d.W. | 56” [no verso da etiqueta]; “N. Yucatan./ Gaumer. | CENT.AMERICA: / E.D.Godman &/ O.Salvin./ B.M. 1903-172.” e uma etiqueta vermelha escrito “Lectotype” foi adicionada. Espécime em boas condições, com a perna posterior direita colada em uma etiqueta, e a terminália dissecada e acondicionada em um microtubo com glicerina alfinetado junto com o espécime. 2 ♀ paralectótipos (BMNH), mesmos dados do lectótipo, em boas condições, com o abdômen dissecado e guardado nas mesmas condições do lectótipo. 16 ♂ e 30 ♀ paralectótipos (BMNH), mesmos dados do lectótipo. De acordo com uma etiqueta manuscrita por Adrian Pont e colocada com a série do BMNH, há um paralectótipo ♀ depositado no AMNH, com localidade desconhecida, mas provavelmente da mesma série do BMNH. Outro paralectótipo ♂ (ZMHU) examinado, mesmos dados do lectótipo. De acordo com Cooper & Cumming (2000: 75), há 1 ♂ e 1 ♀ paralectótipos depositados no CNC com mesmos dados do lectótipo, que não foram examinados. Todos os paralectótipos examinados tem uma etiqueta verde escrito “Paralectotype”.

Outros exemplares: EQUADOR: 1 ♂ “Guayaquil / Ecu / F. Campos R” (MNRJ). TRINIDAD & TOBAGO: 1 ♀ “Tabaquite, Trinidad / Blui 20.X.54 | THG Aitken, Coll. / Ex Forest” (MNRJ); PANAMÁ: 1 ♂ e 1 ♀ “Barro / Colorado Isl / CZV III-IX-36 | Fruitfly / Trap | JasZejek / no 3149” (MNRJ).

Distribuição geográfica: México, Guatemala, Panamá, Equador, Trinidad & Tobago, Venezuela, Guiana.

Charadrella malacophaga Lopes, 1938

(Figs. 3, 8, 13, 18, 23, e 27)

Charadrella malacophaga Lopes, 1938: 927. Holótipo macho depositado no CEIOC – Coleção Entomológica do Instituto Oswaldo Cruz. Localidade tipo: Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Macho. Medidas (n=45). 7.7-11.86mm (comprimento do corpo), 6.14-10.46mm (comprimento da asa), 0.79-1.2mm (espaço interocular medido à altura do ocelo anterior).

Coloração. Palpo de amarelo a marrom. Antena marrom com polinosidade cinzenta. Pós-suturalmente, apresenta uma faixa mediana amarela que atinge o ápice do escutelo. Esta faixa pode ser pouco conspícua no escuto, apresentando-se apenas no terço posterior; como um triângulo em seu ápice ou não existir. No escutelo, esta faixa pode ser igualmente inconspícua, variar em largura ou apresentar-se como uma mancha apical. Halter amarelo com manchas marrons. Coxas amarelas, podendo a coxa anterior apresentar manchas marrons. Pernas marrons com manchas amarelas nas junções coxa-fêmur e fêmur-tíbia, sendo que estas últimas podem ocupar toda a metade posterior da tíbia. Abdômen marrom-escuro com os sintergitos I e II amarelos com cerca de 1/3 da borda posterior marrom; III tergito amarelo com a metade posterior marrom a preta e *vita* mediana marrom V tergito podendo apresentar duas manchas amarelas nas inserções das cerdas marginais laterais.

Cabeça. Cerdas frontais: 6 a 9 pares convergentes, sendo o segundo ou terceiro mais forte.

Tórax. Acrosticais: 0:1, cerca de 1,5 a duas vezes menores que as dorsocentrais. Alguns exemplares apresentam configuração aparentemente (veja discussão abaixo) 0:1+1 cerda do lado direito, 0:2 ou apenas uma cerda do lado esquerdo. Calo umeral: 1 a 2 cerdas anteriores e 3 a 4 cerdas basais, sendo as 2 distais mais fortes. Supra-alares: 2 ou muito raramente 1, sendo que quando há 2, a anterior é sempre mais forte e cerca de duas vezes mais comprida que a pré-alar. Intra-alares: 2 ou muito raramente 1 semelhantes às notopleurais. Escutelo: 1 par de basais mais fraco, 1 par de laterais fortes, cerca de 2,5 vezes mais forte e comprido que os basais, 1 ou 2 pares de cerdas disciais semelhantes ao basal e 1 par de cerdas apicais semelhante ao lateral. Pró-episterno: 1 a 2 cerdas curvadas para cima, sendo que quando 2 cerdas presentes, a ventral é sempre mais fraca. Pró-epímero: 3 cerdas curvadas para cima,

sendo a ventral mais fraca e as duas dorsais mais fortes e semelhantes à pro-episternal; alternativamente, a mediana é mais forte. Anepisterno: uma fila de 5 a 7 cerdas fortes associadas a cerdas posteriores mais fracas, podendo apresentar 2 cerdas no ângulo ântero-dorsal. Catepisternais: 0:2, aparentemente 1:3 (sendo a mais ventral conspicuamente mais fraca do que as demais) ou na maioria dos casos 1:2, sendo a anterior mais fraca e a posterior dorsal cerca de duas vezes mais forte e comprida do que aquela.

Asas. Alguns exemplares apresentam ventralmente uma cerda na base da veia tronco e outra na subcosta na região da veia umeral.

Pernas. Fêmur III: P com 0 a 2 cerdas pré-apicais dispostas paralelamente. Alguns exemplares assimétricos apresentam apenas uma cerda em um dos fêmures.

Fêmea. Medidas (n=58). 9.83-13.83mm (comprimento do corpo), 9-11.6mm (comprimento da asa), 1-1.2mm (espaço interocular à altura do ocelo anterior).

Difere do macho no que segue: Fêmures amarelos, tíbias e tarsos marrom-claro. Abdômen com coloração semelhante a do macho, diferindo-se por poder apresentar manchas amareladas nas laterais dos tergitos IV e V. Algumas fêmeas possuem o padrão de coloração do abdômen idêntico ao do macho.

Material examinado:

Material tipo: holótipo ♂ Etiquetas: “Cultura no. 226 ♂” “Rio de Janeiro / Grajahu S. Lopes” “Holotipus” “Charadrella / malacophaga n. sp. / Holotypus / ♂ Det. H.S. Lopes”. Exemplar depositado na CEIOC, em bom estado de conservação. Parátipos: 1 ♂ “Rio de Janeiro / 29-2-38 / Grajahu S. Lopes” “Paratypus” “Charadrella / malacophaga / ♂ n. sp. / det H. S. Lopes”, 1 ♀ “Cultura no. 230 ♀” “Rio de Janeiro / Grajahu S. Lopes” “Parathypus” “Charadrella / malacophaga n. sp. / Holotypus / ♂ Det. H.S. Lopes”, 1 ♀ “Cultura no. 229 ♀” “Rio de Janeiro / Grajahu S. Lopes” “Parathypus” “Charadrella / malacophaga n. sp. / Holotypus / ♂ Det. H.S. Lopes”. 1 ♀ “Cultura no. 228 ♀” “Rio de Janeiro / Grajahu S. Lopes” “Parathypus” “Charadrella / malacophaga n. sp. / Holotypus / ♂ Det. H.S. Lopes”. 1 ♀ “Col. Inst. O. Cruz / n 9.308” “Rio de Janeiro / 22-9-37 / Grajahu S. Lopes” “Parathypus” “Charadrella / malacophaga n. sp. / Holotypus / ♂ Det. H.S. Lopes”. 1 ♂ “Corcovado – Rio / L.T. –

Col. 4932” “Parathypus” “Charadrella / malacophaga n. sp. / Holotypus / ♂ Det. H.S. Lopes”. Todos os parátipos estão depositados no CEIOC.

Outros exemplares: BRASIL: Bahia: 1 ♀ “Prado, BA / II 1971 / P.C. Elias col.” (DZUP); 5 ♂ e 1 ♀ “BRASIL, BA, Mun. de Una / (10Km. SE S. José) / Mata Atlântica / Armadilha Shannon c/ lixo / 07-25.X.1986 / D.S. Amorim e C. Vasconcelos” (DZUP). 1 ♀ “Itamaraju – Bahia – Brasil, / I-1972. P. C. Elias (col.)” (MZUSP). 1 ♀ “Mucuri / Bahia / II-1971 / P. C. Elias col.” (MZUSP). Espírito Santo: 1 ♀ “Conceição da Barra / ES Brasil / IX 1971 / P.C. Elias col.” (DZUP); 4 ♂ e 16 ♀ “Linhares ES / 2-8-VI-1974 / C. Elias” (DZUP); 1 ♀, idem, 24-29.VI.1974 (DZUP), 8 ♂ e 7 ♀, idem, 1-10.VIII.1974 (DZUP); 2 ♂ e 1 ♀, idem, 17-22.VIII.1974 (DZUP); (DZUP), 5 ♂ e 6 ♀, idem, acrescida de “DPTº ZOOLOGIA / UF-PARANÁ” (DZUP); 1 ♂ e 1 ♀ “Linhares / Espírito Santo / Brasil | P.C. Elias / VII-72” (DZUP), 26 ♂ e 11 ♀ idem, VI.72 (MNRJ), 9 ♂ e 5 ♀ idem, VII.72 (MNRJ), 2 ♂ e 1 ♀, idem, X-72 (MNRJ); 12 ♂ e 64 ♀; 5 ♀ “Linhares, Espírito Santo, Brasil / Alvarenga & Roppa IX-72”; 1 ♂ “BRASIL ES: Linhares / Res. Biol. Sooretama – 27m / 185802.5S 400811.1W / Malaise – Ponto 6 – Bosque / 24-27.III.2002 / C.O. Azevedo & eq. col. / RESTO / BIOTA-FAPESP” (MZUSP); “Pedro Canário / Espírito Santo | F.M. Oliveira / II-73”(MNRJ); 33 ♂ e 12 ♀ “Parque Soóretama / (Cupido), E. Santo / L. Trav., Freitas & / H. Trav., II/III-1948” (CEIOC). Rio de Janeiro: 1 ♂ “Rio – M. Nacional / 15.V.1945 / D.O. Albuquerque | Obtidas em cadáver de Bulinus taunaise / Larvas em 15 de 4, adultos em 15 de 5 / Dalcy Albuquerque”(MNRJ), 2 ♂ mesmas etiquetas com excessão da última “Obtidas em cadáver de Bulinus taunaise / Larvas em 15 de 4, adultos em 14 de 5 / Dalcy Albuquerque” (MNRJ); 1 ♀ “Grajahú / Lopes & Oliveira / 31-VIII-41” (MNRJ), 1 ♀ idem, 28.VII.1941 (CEIOC); 1 ♂ “Rio de Janeiro / Grajahú / S. Lopes 20-9-39” (MNRJ), 2 ♂ mesmos dados (CEIOC); 1 ♂ mesmos dados (MZUSP); 1 ♀ “Gavea / 9-10-31 / Col. W. May” (MNRJ). Minas Gerais: 2 ♂ e 2 ♀ “Viçosa, MG, Brasil / Data 04-12-82 / Fiúza & Martins” (DZUP); 1 ♀ “ Viçosa – MG / 15-VIII-84 / O. Francisco & P.S. Fiúza | Mata da Prefeitura / Peixe” (DZUP); 5 ♂ e 2 ♀ “Viçosa – Minas Gerais / Mata – Prefeitura / 27-10-84. P.F. Ferreira, leg” (DZUP), 2 ♀ e 3 ♂, idem, 28.X.84 (DZUP), 9 ♂ e 1 ♀ idem, 29.X.84 (DZUP), 1 ♀ idem, 16.XI.84 (DZUP), 1 ♀ idem, 13.XII.84 (DZUP), 1 ♂ e 3 ♀ idem, 14.XII.84 (DZUP), 1 ♀, idem, 02.III.85

(DZUP); 2 ♂ “Viçosa – Minas Gerais / Caixa d’Água / 24-01-85. P.F. Ferreira, leg” (DZUP).

Distribuição geográfica: Brasil: Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro.

Comentários: Vários exemplares de *C. malacophaga* possuem assimetria na quetotaxia. Não foi possível neste estudo compreender se esta seria uma característica da espécie, de uma população ou do gênero, pela falta de um maior número de exemplares para exame. As cerdas acrosticais foram consideradas como verdadeiramente 0:1, pois nos exemplares que apresentavam outras cerdas na fila das acrosticais estas eram desalinhadas. O mesmo ocorreu com as catepisternais, que alguns exemplares apresentam um aparente padrão 1:3, que no entanto foi considerado com verdadeiramente 1:2.

Charadrella sp. nov. 1

(Figs. 4, 9, 14, 19, e 28)

Macho. Medidas (n=1). 9.4mm (comprimento do corpo), 9.2mm (comprimento da asa), 1.07mm (espaço interocular medido à altura do ocelo anterior).

Coloração. Palpo amarelo claro. Antena marrom com polinosidade cinza. Escuto pós-suturalmente apresentando uma faixa amarela que se estende até o ápice do escutelo. Halter amarelo. Coxas amarelas. Fêmur I amarelo com a porção ventral anterior marrom; fêmur II com a porção anterior marrom e posterior amarela; fêmur III amarelo-escuro e marrom. Tíbias I e II amarelas a marrom e tibia III marrom com cerca de 1/6 de sua extensão basal amarela. Abdômen marrom-escuro a preto com os sintergito amarelo com e borda posterior marrom; III tergito amarelo com a metade a 1/3 posterior marrom a preta e uma faixa mediana marrom. Apresenta uma mancha amarela sobre a inserção das cerdas marginais laterais do V tergito.

Cabeça. cerdas frontais: 8 pares.

Tórax. Acrosticais: 0:1, conspicuamente mais fracas que as dorsocentrais. Calo umeral: 1 anterior e 3 basais, sendo as 2 distais mais fortes. Supra-alaes: 2, sendo a anterior mais forte. Intra-alar:1. Escutelo: 1 par de basais fraco, 1 par de laterais

fortes, 1 par de cerdas pré-apicais fraco e 1 par de cerdas apicais forte. Pró-episterno: 1 cerda curvada para cima. Pró-epímero: 3 cerdas curvadas para cima, sendo a ventral semelhante à pró-episternal e as 2 dorsais mais fortes. Anepisterno: uma fila de 6 cerdas fortes associadas a cerdas posteriores mais fracas. Catepisternais: 0:2, sendo dorsal cerca de duas vezes mais comprida.

Pernas. Fêmur III: P com 2 cerdas pré-apicais dispostas paralelamente.

Fêmea. Desconhecida.

Material examinado: BOLÍVIA: Cochabamba: Holótipo ♂, bom estado de conservação. Etiqueta: “CBF-Dipt-144 | BOLIVIA – Cochabamba / Ayopaya – San Antonio / Rio Cotacajes 900m / 26-VIII-92 / H. Rogg – C. Pruett.”; terminália dissecada e acondicionada em um microtubo com glicerina e alfinetado junto com o espécime. Espécime depositado na Colección Boliviana de Fauna (CBF).

Distribuição geográfica: Bolívia: Cochabamba.

Comentários: Como comentado em *C. malacophaga*, alguns exemplares da espécie podem apresentar assimetria na quetotaxia. Assim, o exame de mais exemplares seria fundamental para determinar se o número de catepisternais e intra-alares acima descrito está correto. Adicionalmente, o I esternito de *Charadrella* sp. nov. 1 apresenta apenas duas pequenas cerdas amarelas no bordo, deixando dúvida sobre o real estado deste caráter.

Charadrella sp. nov. 2

(Figs. 5, 10, 15, 20, 24 e 29)

Macho. Medidas (n=4). 7.86-11.9mm (comprimento do corpo), 7.00-8.28mm (comprimento da asa) 1mm (espaço interocular medido à altura do ocelo anterior).

Coloração. Palpo amarelo-claro. Antena marrom com polinosidade cinzenta. Escuto pós-suturalmente apresentando no terço posterior uma faixa mediana amarela que atinge o ápice do escutelo. Halter amarelo com manchas marrons. Coxas amarelas; fêmur I marrom a amarelo com a metade apical amarela, fêmur II marrom a amarelo e fêmur posterior amarelo. Tíbias e tarsos marrons. Abdômen marrom-escuro a preto com o sintergito amarelo e borda posterior marrom; tergito III amarelo com a metade

posterior marrom escura e *vita* mediana da mesma cor; V esternito com duas manchas amarelas na inserção das cerdas marginais.

Cabeça. Cerdas frontais: 7 pares convergentes, sendo o segundo mais forte.

Tórax. Acrosticais: 0:1, conspicuamente mais fracas que as dorsocentrais. Calo umeral: 1 anterior e 3 basais. Supra-alares: 2, sendo a anterior mais forte e cerca de 1,5 vezes mais comprida que a pré-alar. Intra-alares: 2 semelhantes às dorsocentrais pós-suturais pré-apicais. Escutelo: 1 par de basais fraco, 1 par de laterais fortes, cerca de 2,5 vezes mais forte e comprido que os basais, 1 par de cerdas pré-apicais semelhantes ao basal e 1 par de cerdas apicais semelhante ao lateral. Pró-episterno: com 1 cerda curvada para cima. Pró-epímero: 3 cerdas curvadas para cima, sendo a ventral semelhante à pró-episternal e as 2 dorsais mais fortes. Anepisterno: uma fila de 5 cerdas fortes associadas a cerdas posteriores mais fracas. Catepisternais: 1:2, sendo a anterior mais fraca e a posterior dorsal cerca de duas vezes mais forte e comprida do que aquela.

Pernas. Fêmur III: P com 2 cerdas pré-apicais dispostas paralelamente.

Fêmea. Medidas (n=4). mm (comprimento do corpo), 7mm (comprimento da asa), 1-1.05mm (espaço interocular à altura do ocelo anterior).

Difere do macho no que segue: Fêmures amarelos, tíbias e tarsos marrom-claro. Abdômen com coloração semelhante a do macho, diferindo-se por apresentar manchas amareladas nas laterais dos tergitos IV e V.

Material examinado:

BRASIL: Mato Grosso: Holótipo ♂, bom estado de conservação: Etiqueta de localidade: “DPT° ZOOL / UF-PARANÁ | Cáceres, MT / 17-XII-1984 / C. Elias leg. / POLONOROESTE”. Espécime depositado na Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure (DZUP). 3 ♀ parártipos “DPT° ZOOL / UF-PARANÁ | Cáceres, MT / 17-XII-1984 / C. Elias leg. / POLONOROESTE”; 1 ♀ parátipo mesmo local e coletor, data 18/XII/1984, 1 ♂ mesmo local e coletor, data 9-III-1985. Rondônia: 1 ♂ parátipo “Ariquemes, RO. / 58Km leste / 19 a 20-III-87 / Mielke leg.” (DZUP); 1 ♂ parátipo “Ariquemes, RO. / Brasil 19.III.87 / Mielke leg.” [DZUP].

Distribuição geográfica: Brasil: Mato Grosso, Rondônia.

Lista de caracteres:

No total foram construídos 67 caracteres, dos quais sete são multi-estado e três são contingentes. A matriz de caracteres encontra-se na Tabela 3.

1. Flagelo antenal: (0) curto (não ultrapassando a linha inferior dos olhos) (Figs. 31-33); (1) longo (ultrapassando a linha inferior dos olhos) (Fig. 30).
2. Arista: (0) ciliada (cílios curtos, não ultrapassando o dobro do diâmetro da arista na base) (Fig. 30); (1) plumosa (cílios longos, ultrapassando o dobro do diâmetro da arista na base) (Figs. 31-33).
3. Vibrissa: (0) curta (não se diferenciando conspicuamente das cerdas subvibrissais); (1) longa (cerca de duas vezes mais comprida que as subvibrissais) (Figs. 30-33).
4. Margem da face: (0) com poucos cílios logo acima da vibrissas (Fig. 31); (1) com cílios no máximo até o nível médio de sua extensão (Figs. 30, 32 e 33); (2) com cílios em toda sua extensão.
5. Bordo facial: (0) plano (Figs. 31-33); (1) projetado (Fig. 30). O bordo facial projetado confere à face uma feição côncava, ocultando parcialmente os pedicelos e flagelômeros, quando em vista lateral.
6. Tubérculo facial entre os flagelômeros: (0) ausente (Fig. 33); (1) presente (Fig. 32).
7. Margem inferior dos olhos: (0) abaixo do nível de inserção da vibrissa (Figs. 31-33); (1) acima do nível de inserção da vibrissa (Fig. 30).
8. Olhos do macho: (0) dicópticos; (1) holópticos, com a parafrontália não se tocando (Fig. 33); (2) holópticos, com a parafrontália se tocando (Fig. 32).
9. Ciliação da *vita frontal*: (0) ausente; (1) presente. Alguns exemplares apresentam algumas cerdas ultrapassando levemente a linha das cerdas frontais, principalmente na região próxima ao calo ocelar. Este caráter, no entanto, refere-se a aqueles que apresentam muitas cerdas conspícuas por toda a *vita frontal*.
10. Cerdas interfrontal na fêmea: (0) ausente; (1) presente (vide Fig. 2 *in* Nihei & de Carvalho 2009).

11. Eixo antenal: (0) normal (aproximadamente do mesmo tamanho do eixo oral) (Fig. 31); (1) alongado (cerca de duas vezes mais longo que o eixo oral) (Fig. 30);
12. Cerda pré-alar (vide Fig. 9 *in* Nihei & de Carvalho 2009 para os caracteres 14-21): (0) ausente; (1) presente.
13. Cerda intra-alar anterior no macho: (0) ausente; (1) presente. Os caracteres 15 e 16 foram fixados para o macho por haver variação do caráter entre os sexos em alguns dos táxons analisados.
14. Cerda intra-alar média no macho: (0) ausente; (1) presente.
15. Cerda intra-alar posterior: (0) ausente; (1) presente.
16. Número de pares de cerdas dorsocentrals pré-suturais: (0) um; (1) dois; (2) três.
17. Número de pares de cerdas dorsocentrals pós-suturais: (0) três; (1) quatro.
18. Número de pares de cerdas acrosticais pré-suturais: (0) um; (1) dois; (2) três.
19. Número de pares de cerdas acrosticais pós-suturais: (0) um; (1) dois; (2) três.
20. Ciliação da parede pós-alar (vide Figs. 12 e 13 *in* Nihei & de Carvalho 2009): (0) ausente; (1) presente.
21. Ciliação do prosterno: (0) ausente (vide Fig. 29 *in* Pamplona 1999); (1) presente (vide Fig. 30 *in* Pamplona 1999).
22. Ciliação do anepímero, na porção dorsal (vide Fig. 10 *in* Nihei & de Carvalho 2009 para os caracteres 22-23): (0) ausente; (1) presente.
23. Ciliação do anepímero, na porção ventral: (0) ausente; (1) presente.
24. Número de cerdas catepisternais anteriores (vide Fig. 66 *in* McAlpine para caracteres 24-28): (0) zero; (1) uma.
25. Número de cerdas catepisternais posteriores: (0) um; (1) dois;
26. Cerdas conspícuas adicionalmente a pubescência no catatergito: (0) ausente; (1) presente.
27. Ciliação do anatergito: (0) ausente; (1) presente.
28. Cerdas na margem anterior do espiráculo posterior: (0) ausente; (1) presente.
29. Cerdas na margem posterior do espiráculo posterior: (0) ausente; (1) presente (vide Fig. 5 *in* Nihei & de Carvalho 2007)

30. Caliptra inferior (vide Figs. 12-14 *in* Nihei & de Carvalho 2009): (0) glossiforme; (1) quadrática (não insinuando-se sob o escutelo); (2) quadrática (insinuando-se sob o escutelo).
31. Ciliação na face dorsal da veia R₁ (vide Fig. 11 *in* Nihei & de Carvalho 2009 para os caracteres 31-38): (0) ausente; (1) presente.
32. Ciliação na face ventral da veia R₁: (0) ausente; (1) presente.
33. Ciliação na face dorsal da veia tronco: (0) ausente; (1) presente.
34. Ciliação na face ventral da veia tronco: (0) ausente; (1) presente.
35. Ciliação no nó R₄₊₅: (0) ausente; (1) presente.
36. Ciliação na face dorsal de R₄₊₅: (0) ausente; (1) presente.
37. Ciliação na face ventral de R₄₊₅: (0) ausente; (1) presente.
38. Ciliação da veia M: (0) ausente; (0) presente.
39. Microtríquias na membrana alar: (0) presentes em toda a membrana; (1) em bc (Fig. 34)
40. Coloração dos fêmures do macho: (0) aproximadamente igual à das fêmeas (Fig. 25); (1) conspicuamente diferente (Figs. 26-29).
41. Fêmur III do macho: (0) com coloração semelhante à dos demais (Figs. 25-28); (1) de coloração diferente (Fig. 29).
42. Tíbia I, em AD, com cerdas medianas: (0) ausente; (1) presente (Fig. 35).
43. Fêmur II do macho, no terço médio de A, com uma série de cerdas eriçadas: (0) ausente; (1) presente (Fig. 36).
44. Tíbia II, em A, com cerdas medianas: (0) ausente; (1) presente (Fig. 37).
45. Tíbia III, em AD, com cerdas medianas: (0) ausente; (1) presente (Fig. 38).
46. Tíbia III, em PD, com cerdas conspícuas (exceto calcar): (0) ausente; (1) presente (Fig. 39).
47. Tíbia III, em AV, com cerdas medianas: (0) ausente; (1) presente (Fig. 38).
48. Calcar: (0) ausente; (1) presente (Fig. 39).
49. Ciliação do disco do I esternito: (0) ausente (Fig. 50); (1) presente.
50. Ciliação do bordo do I esternito: (0) ausente; (1) presente (Fig. 50).
51. Comprimento do ovipositor: (0) curto (Fig. 51); (1) longo (Figs. 52-53).

52. Hipoprocto: (0) trapezóide (Figura 21); (1) retangulóide (Figs. 22-24); (2) ovóide (Fig. 52); (3) pentagonal (Figura 53);
53. Cercos da fêmea: (0) digitiformes (Figs. 52-53); (1) triangulares (Figs. 21-24 e 51).
54. Cercos da fêmea (caráter contingente ao estado 1 do caráter 54): (0) com base plana (Figs. 23-24); (1) com base pontiaguda (Figs. 21-22).
55. Cercos da fêmea II (caráter contingente ao estado 1 do caráter 54): (0) com extensão baso-lateral voltada para cima (Figs. 22-24); (1) com extensão baso-lateral voltada para baixo (Fig. 21).
56. Extensões cuneiformes do V esternito: (0) ausentes (Figs. 54-55); (1) presentes (Figs. 1-5).
57. Extensões digitiformes do V esternito: (0) ausentes (Fig. 54); (1) presentes (Fig. 1-5 e 55).
58. Extensões digitiformes do V esternito (caráter contingente ao estado 1 do caráter 61): (0) dispostas de modo a formarem um ângulo obtuso (Figs. 1-2); (1) dispostas de modo a formarem um ângulo reto a agudo (Figs. 3-5 e 55). Este caráter se refere ao ângulo que formaria o encontro do prolongamento imaginário das extensões digitiformes do V esternito.
59. V Esternito com região esclerotizada na base: (0) ausente (Fig. 54); (1) presente (Figs. 1-5 e 55).
60. Junção dos cercos: (0) na metade superior da placa cercal (Figs. 6, 9-10); (1) na metade inferior da placa cercal (Figs. 7-8).
61. Placa cercal quando em vista dorsal, na base: (0) côncava (Fig. 7); (1) convexa (Figs. 6, 8-10).
62. Placa cercal, quando em vista dorsal: (0) mais longa do que larga (Figs. 9-10); (1) aproximadamente tão longa quanto larga (Figs. 6-8).
63. Surstilos em relação aos cercos do macho: (0) menores ou de tamanho parecido (Fig. 56); (1) conspicuamente maiores (cerca de duas vezes) (Figs. 6-15).
64. Surstilos: (0) não compactos, em forma laminar (Fig. 56); (1) compactos, em forma cilíndrica (Figs. 9-15).
65. Surstilos em vista lateral: (0) sinuosos (Figs. 13-15 e 56); (1) aproximadamente retos (Figs. 11-12).

66. *Distifalus bífido* (vide Figs. 17-24 Shuehli & de Carvalho 2005): (0) ausente; (1) presente.

67. Gonópodos fundidos basalmente: (0) ausente; (1) presente (Fig. 57).

Filogenia

Duas árvores mais parcimoniosas foram encontradas através da pesagem igual (Figs. 58-59). O consenso estrito entre as duas árvores possui 214 passos, índice de consistência de 35 e retenção de 56 (Fig. 60, em duas partes). A pesagem sucessiva gerou uma única árvore (Fig. 61). A pesagem implícita gerou três árvores mais parcimoniosas, uma topologia idêntica para valores de $k=1-4$ (Fig. 62), uma segunda para $k=5$ (Fig. 63) e uma terceira para $k=6-15$ (Fig. 59), que mostrou-se idêntica a uma das duas árvores geradas pela pesagem igual. Este resultado é esperado, pois quando k tende ao infinito as árvores encontradas tendem a ser um subconjunto das árvores encontradas sob pesagem igual (Turner & Zandee 1996). O consenso entre as cinco árvores mais parcimoniosas obtidas pelos diferentes esquemas de pesagem encontra-se na Figura 64. Os valores encontrados para cada um dos índices calculados estão na Tabela 2.

As reconstruções que apresentaram melhor desempenho nos índices analisados foram aquelas da pesagem implícita com valores de k superiores a seis. Nestes valores, a topologia adquiriu estabilidade. Ramirez (2003) realizou um experimento com uma matriz de caracteres morfológicos sujeita ao processo de *jackknife* e comparou os resultados das análises com diferentes esquemas de pesagem e diferentes constantes de concavidade com a árvore obtida com a totalidade dos dados. O autor demonstrou que valores de k muito baixos tendem a levantar relacionamentos pouco prováveis, e que valores de k mais altos (naquele caso, acima de 3) possuem performance superior a pesagem igual. Turner & Zandee (1996) estudaram a relação entre os valores de k , *fit* total e comprimento de árvore, e sugerem que sob baixos valores de k , árvores mais longas podem ter *fit* total maior. Como na pesagem implícita as melhores árvores são aquelas que apresentam maior *fit* para um determinado valor de k , as árvores apresentadas pela análise podem não ser as mais parcimoniosas. Goloboff

et al. (2008a) em um trabalho onde defendem que a pesagem contra homoplasia melhora análise filogenética, utilizaram k com valores entre 5-16. Todos esses fatores vão contra o uso de valores de k muito baixos, diminuindo a confiança das topologias levantadas pelo $k=1-5$ (Figs. 62-63).

Embora Turner & Zandee (1996) não tenham conseguido encontrar uma relação clara entre o valor de k e o *fit* total, em diversos trabalhos parece claro que o *fit* é diretamente proporcional ao valor de k , dando a entender que o *fit* total não é comparável sob diferentes valores de k . Este padrão é encontrado Bond & Opel (2002); Prendini (2003); Nihei & de Carvalho (2004); Giussani *et al.* (2001); Ribeiro (2008). Interessantemente, o único trabalho revisado que não segue este padrão é o de Nihei & de Carvalho (2007a), onde o maior *fit* total foi encontrado para $k=3$. O comportamento dos valores de *fit* para as pesagens igual e sucessiva não parecem tão claros. Infelizmente, poucos trabalhos reportam esses valores, dificultando a inferência de qualquer tipo de padrão. Em Nihei & de Carvalho (2007a) o valor é superior na pesagem sucessiva, já em Nihei & de Carvalho (2004) o valor é consideravelmente mais baixo na pesagem sucessiva. No presente trabalho os valores da pesagem sucessiva são mais altos. Devido a essas observações optou-se por não levar em conta o *fit* como medida para escolha da melhor topologia. Observando-se o comprimento das árvores, as melhores reconstruções são aquelas produzidas pela pesagem igual e pela pesagem implícita com $k \geq 6$, que no caso é o mesmo que utilizar somente a pesagem igual, já que uma das topologias produzidas por ela é idêntica a topologia da pesagem implícita com $k \geq 6$. Assim, a topologia preferida neste trabalho é aquela apresentada na Figura 60.

As topologias levantadas foram semelhantes, diferindo principalmente no posicionamento dos gêneros *Alluaudinella*, *Dichaetomyia*, *Itatingamyia* e *Ochromusca*. Este resultado provavelmente foi influenciado pela falta de dados da terminália de *Alluaudinella* e da fêmea de *Itatingamyia*. Outro fator a ser considerado é que os cladogramas que variam muito em diferentes esquemas de pesagem baseados em funções de homoplasia (*i.e.* pesagem implícita e sucessiva) são aqueles baseados em caracteres homoplásicos. No trabalho de Soares (2008) o relacionamento encontrado para estes gêneros foi (simplificadamente) (*Dichaetomyia*, (*Alluaudinella*, (*Aethiopomyia*, (*Charadrella*, (*Cariocamyia*, *Ochromusca*))))). O único caráter não homoplásico

presente no clado foi o esterno VII da fêmea curto e alargado, unindo *Alluaudinella* e demais gêneros, caráter não utilizado nesta análise. No trabalho de Couri & de Carvalho (2003) os únicos caracteres não homoplásicos foram a presença de espinhos curtos e grossos na parte superior dos palpos e o hábito larval parasita de gastrópodes. Assim sendo, estes gêneros precisam ser re-examinados na tentativa de encontrar caracteres não homoplásicos que resolvam suas relações.

A reanálise da matriz de Couri & de Carvalho (2003) gerou quatro cladogramas sob pesagem igual (Figs. 65-68) indicando diferentes relacionamentos entre *Charadrella* e gêneros correlatos. As análises com pesagem sucessiva e implícita com $k=2-15$ (Fig. 69) apresentaram uma topologia idêntica entre si (e idêntica a encontrada pelos autores do trabalho original). O $k=1$ gerou uma topologia diferente, que no entanto não variou nos relacionamentos entre *Charadrella* e gêneros próximos. A Tabela 3 mostra os índices calculados para estas análises. Utilizando-se a mesma lógica explicada acima para a análise com dados originais, a melhor análise foi a realizada com pesagem igual, que obteve árvores com menor comprimento (159 passos). No caso, mesmo que a escolha fosse em função do *fit* total, a pesagem igual também obteve performance superior. Interessante notar a posição anômala de *Stomoxys* Linnaeus, que se une à base do clado pelo prosterno ciliado e ovipositor de comprimento médio nas duas primeiras topologias (Figs. 65-66). Já nas outras duas topologias os gêneros se unem pela ausência de sétulas na margem lateral do escutelo. Duas topologias (Figs. 66-67) sugerem que *Charadrella* é grupo irmão de *Ochromusca*. Na análise de Soares (2008) e no presente trabalho, *Ochromusca* é o gênero mais próximo de *Charadrella*, excluindo-se *Cariocamyia*, ausente em Couri & de Carvalho (2003).

A discussão dos relacionamentos filogenéticos encontrados será focada nas espécies de *Charadrella* e no clado que as contém, já que não é objetivo do trabalho solucionar as relações entre os demais gêneros, e sim discutir as relações de *Charadrella* com os táxons próximos.

O clado (*Alluaudinella*, *Dichaetomyia*, *Ochromusca* (*Itatingamyia*, (*Cariocamyia*, *Charadrella*))) é sustentado pelo prosterno ciliado; cerdas presentes na margem posterior do espiráculo posterior; tibia I, em AD com cerdas medianas; ovipositor curto e hipoprocto trapezóide. Sob otimização DELTRAN, além destes,

surgem: flagelo antenal longo, ultrapassando a linha inferior dos olhos e três pares de dorsocentrais pós-suturais. Sob otimização ACCTTRAN: olhos do macho dicópticos e presença de cílios na porção dorsal do anepímero.

O clado (*Itatingamyia*, (*Cariocamyia*, *Charadrella*)) é sustentado pelos caracteres: bordo facial projetado e calcar ausente. O bordo facial projetado é um caráter utilizado pela primeira vez. Soares (2008) utilizou um caráter semelhante (largura da parafaciália), no entanto, os relacionamentos sugeridos pelos dois caracteres são diferentes. Na visão daquela autora *Itatingamyia* e *Ochromusca* possuem estados diferentes de *Charadrella* e *Cariocamyia*, sendo que no presente trabalho todos possuem bordo facial projetado. Em uma otimização DELTRAN também unem aqueles gêneros a ausência de cílios na região ventral do anepímero (com reversão em *Charadrella*) e o caráter não homoplásico cercos da fêmea triangulares. Cabe ressaltar, no entanto, que de acordo com de Carvalho & Couri (1993) o ovipositor de *Itatingamyia bivittata* é longo e os cercos da fêmea digitiformes, caracteres que não combinam com as demais espécies deste clado. Possivelmente, com caracteres da fêmea, *Itatingamyia* sp. teria outro posicionamento no cladograma. Em uma otimização DELTRAN uniria o clado o caráter flagelo antenal longo, ultrapassando a linha inferior dos olhos. Este caráter foi utilizado de forma distinta no trabalho de Soares (2008), que utilizou o comprimento do flagelômero relativo ao pedicelo. Interessantemente, o flagelo antenal atingindo o epistoma é um caráter que separa *Charadrella* na chave de Carvalho & Couri (2002). No entanto, o flagelômero alongado aparece em outros gêneros, sendo conspicuamente longo em *Itatingamyia*. A posição de *Itatingamyia* dentro este clado não corrobora hipóteses anteriores sobre o posicionamento do gênero. Soares (2008) em sua análise filogenética de Reinwardtiinae alocou *Itatingamyia* em posição completamente distinta, juntamente com *Micropotamia*, *Ophyra*, *Hydrotaea*, *Catantigymnus*, *Correntosia*, *Brachygasterina* e *Palpibracus*. Esta posição, no entanto, não pode ser refutada pelo presente trabalho, dada a ausência dos táxons supracitados.

O relacionamento entre *Cariocamyia* e *Charadrella* foi resgatado em todas as topologias encontradas (Tab. 4) e é sustentado pela margem da face com cílios em toda sua extensão; placa cercal com base convexa e pelo caráter sinapomórfico esternito V com região esclerotizada na base, caráter utilizado pela primeira vez. Em uma

otimização DELTRAN também uniriam estes gêneros os cercos da fêmea triangulares, caráter bastante interessante, por ser exclusivo. As terminálias de *Charadrella* e *Cariocamyia* apresentam grandes semelhanças, no entanto, as formas dos esternitos e esternitos modificados precisam ser cuidadosamente estudadas em conjunto com um maior número de espécies, para que as hipóteses de homologia (*sensu* de Pinna 1991) sejam melhor construídas. Em uma otimização ACCTTRAN, uniriam estes gêneros também a ausência de cerdas conspícuas na tíbia III, em PD; junção dos cercos na parte superior da placa cercal e placa cercal quando em vista dorsal com base convexa.

O relacionamento filogenético encontrado para as espécies de *Charadrella* foi (*C. albuquerquei*, (*C. macrosoma*, (*C. malacophaga*, (*Charadrella* sp. nov., 1 *Charadrella* sp. nov. 2))). Esta topologia foi encontrada em todos os parâmetros utilizados (Tab. 3). Os caracteres homoplásicos que sustentam a monofilia do grupo são: ausência de cerdas na margem posterior do espiráculo posterior; caliptra inferior quadrática insinuando-se sob o subescutelo; microtríquias da membrana alar ausentes em bc; tíbia I, em AD sem cerdas medianas; placa cercal aproximadamente tão longa quanto larga, caráter que se reverte para o clado (*Charadrella* sp. nov. 1, *Charadrella* sp. nov. 2). Os caracteres não homoplásicos são: V esternito com projeções cuneiformes; surstilos compactos, não laminares; surtilos duas vezes mais longos que a placa cercal; gonópodos fundidos na base. Em uma otimização ACCTTRAN também uniriam o clado a ciliação do anepímero na porção ventral e a presença da cerda intra-alar média no macho.

O relacionamento entre (*C. macrosoma*, (*C. malacophaga*, (*Charadrella* sp. nov., 1 *Charadrella* sp. nov. 2))) é sustentado pelos fêmures dos machos com coloração diferente da fêmea e hipoprocto retangulóide. O clado (*C. malacophaga*, (*Charadrella* sp. nov., 1 *Charadrella* sp. nov. 2)) é sustentado pelos cercos da fêmea com base plana; extensões digitiformes dispostas de modo a formar um ângulo reto a agudo e surstilos sinuosos em vista lateral. Por fim, (*Charadrella* sp. nov., 1 *Charadrella* sp. nov. 2) é sustentando placa cercal, quando em vista dorsal mais longa do que larga. Em uma otimização DELTRAN também uniriam as espécies o caráter: cercos unindo-se na metade superior placa cercal.

Biogeografia

As espécies de *Charadrella* possuem uma distribuição bastante restrita (Fig. 70). Esta distribuição pode, no entanto, estar mascarada pelos poucos dados de coleta do gênero. O mesmo se aplica aos outros gêneros do mesmo clado (Fig. 71)

O programa TreeFitter oferece uma série de opções, para modificar o tratamento dos táxons de ampla distribuição. Como cada uma das espécies analisadas está restrita a uma única área, a opção utilizada foi a *default (Recent)*.

O resultado com a comparação do cladograma geral de área de Nihei & Carvalho (2007b) foi o mesmo para as duas abordagens utilizadas (Fig. 72), o que pode ser explicado pelo cladograma sem politomias e ausência de espécies amplamente distribuídas, fatores que normalmente causam discordância entre métodos com diferentes premissas. O cladograma resultante e os dados do TreeFitter mostram que a evolução de *Charadrella* pode ser explicada invocando-se apenas eventos vicariantes. A Zona de Transição da América do Sul, que não consta no trabalho de Nihei & de Carvalho (2007b) aparece no ápice do cladograma como grupo irmão do Sudeste Amazônico. Este fato é interessante por a Zona de Transição em algumas classificações fazer parte da região Andina e ser considerada como uma área mais proximamente relacionada a outras áreas temperadas do hemisfério sul (Morrone 2002) e não pertencente à região Neotropical. Mais recentemente, Morrone (2006) no entanto, modificou essa classificação e separou as subregiões do Paramo e Puna como uma região independente, a Zona de Transição da América do Sul. Löwenberg-Neto (2009) considerou que para Muscidae esta área é mais proximamente relacionada com a região Neotropical do que Austral, dado que é corroborado pela biogeografia de *Charadrella*.

Os resultados concordam também com aqueles encontrados por Löwenberg-Neto *et al.* (2008), que encontraram uma maior proporção de espécies basais no componente noroeste da América do Sul (incluído Noroeste Amazônico, Caribe e parte da Zona de Transição) em relação ao componente sudeste. Aqui, as espécies basais (*C. albuquerquei* e *C. macrosoma*) estão distribuídas no componente noroeste e as apicais (*C. malacophaga* e *Charadrella* sp. nov. 2) no componente sudeste, sendo *Charadrella* sp. nov. 1 a exceção.

Em se tratando das relações intergenéricas, os resultados são consistentes com a hipótese de Couri & de Carvalho (2003) de um padrão Gondwânico para Dichaetomyiinae. O mesmo padrão foi encontrado por Nihei & de Carvalho (2004) em seu estudo de *Coenosopsia* (Anthomyiidae) e Nihei & de Carvalho (2007a) para Muscini. Por outro lado, Hennig (1965) propôs que os muscídeos teriam chegado a América do Sul por dispersão do norte do continente e teriam se originado no Cretáceo Superior (65-99 MA), após a separação entre África e América do Sul, há cerca de 110 milhões de anos atrás (Sanmartín & Ronquist 2004). Michelsen (1991) sustenta esta idéia para Anthomyiidae, que de acordo com o autor, é grupo irmão de Muscidae (e portanto teria a mesma idade). A distribuição de *Dichaetomyia*, desde a África, Oriente Médio até o leste Ásia (Coreia, Japão, Taiwan) (Pont 1986) pode ser um indicativo de que a dispersão foi um processo atuante na formação do padrão de distribuição do clado.

Estas duas hipóteses, vicariante e dispersionista, poderiam ser mais bem elaboradas com uma estimativa da idade da família feita a partir de outras metodologias. Wiegmann *et al.* (2003) estimaram o tempo de divergência entre os gêneros *Musca* (Muscidae) e *Drosophila* (Drosophilidae) como ocorrida entre 81 e 48 MA (Cretáceo Superior ao Eoceno Médio) através do relógio molecular e o relógio molecular flexibilizado (assumindo ou não uma taxa constante de evolução). Este resultado iria de acordo com a hipótese dispersionista. Os próprios autores, no entanto, ressaltaram que as relações de Muscidae com as famílias próximas são dúbias, e que uma estimativa melhor da idade da família só seria possível com a utilização do grupo-irmão apropriado. É bem claro que a família irmã de Muscidae não é Drosophilidae, podendo ser Anthomyiidae (McAlpine 1989; Michelsen 1991; Nihei & de Carvalho 2004), Fanniidae (Hennig 1973 *apud* Kutty *et al.* 2004) ou ainda de um clado composto pela superfamília Oestroidea, e as famílias irmãs Scatophagidae e Anthomyiidae (Kutty *et al.* 2004). Uma forma alternativa para se estimar as idades mínimas de grupos é pela utilização de fósseis. No entanto, o registro fóssil de Muscidae é escasso. Pont & de Carvalho (1997) descreveram três espécies encontradas no âmbar Dominicano, com idades mínimas de 15 a 20 milhões de anos. Portanto nenhuma das duas alternativas resolve o problema da idade da família satisfatoriamente, restando essa incógnita para a solução das relações biogeográficas entre *Charadrella* e gêneros próximos.

CONCLUSÕES

A análise cladística corrobora a posição de *Charadrella* dentre os Dichaetomyiinae e permitiu propor como grupo irmão de *Charadrella* o gênero Neotropical *Cariocamyia*, com base principalmente em caracteres da terminália. Faz-se necessário, no entanto, a análise da terminália de *Alluaudinella* e da fêmea de *Itatingamyia* sp. para chegar a conclusões mais robustas, principalmente em relação a *Itatingamyia*, que pela primeira vez aparece como proximamente relacionado a *Charadrella*. Uma revisão de *Charadrella* fazia-se necessária para uma melhor compreensão destes relacionamentos. Assim, espera-se também que a revisão dos gêneros próximos possa iluminar melhor o problema das relações entre eles.

Embora o relacionamento de *Charadrella* com esses gêneros sugira um padrão Gondwânico para Dichaetomyiinae, estudos de datação molecular com um grupo irmão mais apropriado seriam desejáveis. Embora hipóteses dispersionistas não possam ser refutadas pelo estabelecimento de padrões (Morrone & Crisci 1995) e padrões possam não ser históricos (Donoghue & Moore 2003), o estabelecimento de uma idade mínima para a família suportaria uma das duas teorias.

O padrão biogeográfico das espécies de *Charadrella* pode ser explicado unicamente através de eventos vicariantes. Cabe no entanto, esperar mais dados de localização para que um estudo biogeográfico mais robusto possa ser realizado. O mesmo vale para a análise com os gêneros próximos, que além de poucos dados de distribuição, ainda não tiveram sua monofilia atestada através da análise cladística.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albuquerque, D.O. 1947. Contribuição ao conhecimento de *Charadrella malacophaga* Lopes, 1938 (Muscidae, Diptera). *Revista de Entomologia* 18: 101-112.
- Aldrich, J.M. 1918. Notes on Diptera. *Psyche* 25: 30-35.
- d'Almeida, J.M. 1994. Ovipositional substrates used by Caliptrate, Diptera in Tijuca Forest, Rio de Janeiro. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 89: 261-264.
- Amorim, D.S. & M.R.S Pires. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation p. 183-219. In: Bicudo, C.E.M. & N.A. Menezes (eds.). *Biodiversity in Brazil, a first approach*. São Paulo, CNPq.
- Bond, J.E & B.D. Opell. 2002. Phylogeny and taxonomy of the genera of south-western North American Euctenizinae trapdoor spiders and their relatives (Aranae: Mygalomorphae, Cyrtaucheniidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 487-534.
- Bueno-Villegas, J.; Sierwald, P. & A.E. Montero. 2008. Phylogeny of the millipede genus *Sphaeriodesmus* Peters, 1864 (Polydesmida: Sphaeriodesmidae) based on morphological characters. *Organisms Diversity and Evolution* 8: 99-120.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- Brooks, D.R. 1981. Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Systematic Zoology* 30: 229-249.
- de Carvalho, C.J.B. 1980. Estudo sobre *Charadrella* Wulp, 1896 (Diptera, Muscidae, Cyrtoneuriniinae). *Dusenía* 12: 57-62.
- de Carvalho, C.J.B. 1985. Descrição de *Charadrella albuquerquei*, sp. n. (Diptera, Muscidae, Cyrtoneuriniinae) da Amazônia, Brasil e chave para as espécies do gênero. *Revista Brasileira de Entomologia* 29: 379-381.
- de Carvalho, C.J.B. 1989. Revisão das espécies e posição sistemática de *Palpibracus* Rondani (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 6: 325-376.
- de Carvalho, C.J.B. & M.S. Couri. 1993. *Itatingamyia* Albuquerque, 1979: redescritção do gênero, considerações sobre sua posição sistemática e descrição da terminália do macho e da fêmea de *I. bivittata* (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 37: 591-594.

- de Carvalho, C.J.B.; M. S. Couri; A.C. Pont; D. M. Pamplona & S. M. Lopes. 2005. A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa* 860:1-282.
- Cooper, B.E. & Cumming, J.M. 2000. *Diptera types in the Canadian National Collection of Insects. Part 3. Schizophora (exclusive of Tachinidae)*. Ottawa, Agriculture Canada Research Branch.
- Couri, M.S. 1996. Sobre a larva de *Charadrella mallacophaga* Lopes (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 13: 607-608.
- Couri, M.S. 1998. Morphology of the quitinized structures related to the spermatheca of Muscidae (Insecta, Diptera). *Revista Brasileira de Zoologia* 15: 597-603.
- Couri, M.S. & C.J.B. de Carvalho. 2002. Part II. Apical groups, p. 133-262. In: de Carvalho, C.J.B. (ed). *Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region*. Curitiba, Editora da Universidade Federal do Paraná.
- Couri, M.S. & C.J.B. de Carvalho. 2003. Systematic relationships among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain & Villeneuve and allied genera (Diptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology* 63: 223-232.
- Donoghue, M.J. & B.R. Moore. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative Comparative Biology* 43: 261–270.
- ESRI. 1999-2006. Arc Map 9.2. *Environmental Systems Research Institute, Inc.* Nova Iorque.
- Farris, J.S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18: 374-385.
- Farris, J.S. 1988. *Hennig86, version 1.5*. Publicado pelo autor. Port Jefferson, Estados Unidos.
- Giussani, L.M., Cota-Sánchez, J.H., Zuloaga, F.O. & E.A. Kellogg. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of c4 photosynthesis. *American Journal of Botany* 88: 1993–2012.
- Goloboff, P. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics* 9: 83-91.
- Goloboff, P. 1999. *NONA (NO NAME) ver. 2.0*. Publicado pelo autor, Tucumán, Argentina.
- Goloboff, P., Carpenter, J.M., Arias, J.S. & D.R.M. Esquiavel. 2008a. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* 24: 1-16.

- Goloboff, P.; Farris, S. & K. Nixon. 2008b. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Gurney, A.B.; Kramer, J.P. & G.C. Steyskal. 1964. Some techniques for the preparation, study and storage in microvials of insect genitalia. *Annals of the Entomological Society of America* 57: 240-242.
- Hennig, W. 1965. Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorhapha). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 141:1-100.
- Huckett, H.C. & J.R. Vockeroth. 1981. Muscidae, p. 1115-1131. In: McAlpine, J.F.; Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & D.M. Wood (eds.). *Manual of Nearctic Diptera vol. 1, monograph 27*. Ottawa, Agriculture Canada Research Branch.
- Kutty, S.N.; Pape, T.; Pont, A.; Wiegmann, B.M. & Meier, R. 2008. The Muscoidea (Diptera: Calypttratae) are paraphyletic: Evidence from four mitochondrial and four nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 639-652.
- Lopes, H.S. 1938. Sur une espèce du genre *Charadrella* Wulp (Dip. –Anthomyiidae) trouvée au Brésil et vivant aux dépens de *Bulinus taunaysi* Fèr. (Mollusca – Pulmonata). *Comptes Rendus des Seances de la Societe de Biologie* 128: 926-928.
- Löwenberg-Neto, P. 2009. *Hipótese de Conservação Tropical explica a evolução de Muscidae (Insecta: Diptera) na América do Sul*. Tese de doutorado disponível em: <[http://dspace.c3sl.ufpr.br/dspace/bitstream/1884/21056/1/Peter Lowenberg Neto 2009 Tese.pdf](http://dspace.c3sl.ufpr.br/dspace/bitstream/1884/21056/1/Peter%20Lowenberg%20Neto%202009%20Tese.pdf)>
- Löwenberg-Neto, P.; de Carvalho, C.J.B. & J.A.F. 2008. Diniz-Filho. Spatial congruence between biotic history and species richness of Muscidae (Diptera, Insecta) in the Andean and Neotropical regions. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46: 374-380.
- McAlpine, J.F. 1981. Morphology and Terminology – adults, p. 9-63. In: McAlpine, J.F.; Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & D.M. Wood (eds.). *Manual of Nearctic Diptera vol. 1, monograph 27*. Ottawa, Agriculture Canada Research Branch.

- McAlpine, J.F. 1989. Phylogeny and classification of the Muscomorpha. In McAlpine, J.F. & D.M. Wood (eds), *Manual of Nearctic Diptera vol. 3, monograph 27*. Ottawa, Agriculture Canada Research Branch.
- Michelsen, V. 1991. Revision of the aberrant New World genus *Coenosopsia* (Diptera: Anthomyiidae) with a discussion of anthomyiid relationships. *Systematic Entomology* 16: 85-104.
- Morrone, J.J. 2002. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29: 149-152.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transitions zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494.
- Morrone, J.J. & J.V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual review of Ecology and Systematics* 73: 373-401.
- Nihei, S.S. & C.J.B. de Carvalho. 2004. Taxonomy, cladistics and biogeography of *Coenosopsia* Malloch (Diptera, Anthomyiidae) and its significance to the evolution of anthomyiids in the Neotropics. *Systematic Entomology* 29: 260-275.
- Nihei, S.S. & C.J.B. de Carvalho. 2007a. Phylogeny and classification of Muscini (Diptera, Muscidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 493-532.
- Nihei, S.S. & C.J.B. de Carvalho. 2007b. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): evidences on Neotropical area relationships toward the hypothesis of Amazonia as composite area. *Systematic Entomology* 32: 477-501.
- Nihei, S.S. & C.J.B. de Carvalho. 2009. Muscini flies of the World (Diptera, Muscidae): identification key and generic diagnosis. *Zootaxa* 1976: 1-24.
- Nixon, K.C. 2002. WinClada version 1.00.08. Publicado pelo autor. Ithaca, Estados Unidos.
- Pamplona, D.M. 1999. Nova caracterização de *Cyrtoneurina* Giglio-Tos, 1893 e descrição de *Paracyrtoneurina* gen. nov. (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 43: 9-24.

- de Pinna, M.G.G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7:367–394.
- Pont, A. C. 1986. Family Muscidae. p. 57-215. In: Soós, Á. & L. Papp (Eds.), Catalogue of Palaearctic Diptera 11, Scathophagidae-Hypodermatidae. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Pont, A.C. & C.J.B. de Carvalho. 1997. Three species of Muscidae (Diptera) from Dominican amber. *Studia Dipterologica* 4: 176-181.
- Pont, A.C. & J.P. Dear. 1976. A synopsis of the genus *Ochromusca* Malloch, 1927 (Diptera, Muscidae). *Annals of the Natal Museum* 22: 747-753.
- Prendini, L. 2003. A new genus and species of bothriurid scorpion from Brandberg Massif, Namibia, with a reanalysis of bothriurid phylogeny and discussion of phylogenetic position of *Lisposoma* Lawrence. *Systematic Entomology* 28: 79-42.
- Ramirez, J.R. 2003. The Spider subfamily Amaurobioidinae (Araneae, Anyphaenidae): a phylogenetic revision at the generic level. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 267: 1-262.
- Ribeiro, G.C. 2008. Phylogeny of the Limnophilinae (Limoniidae) and early evolution of the Tipulomorpha (Diptera). *Invertebrate Systematics*, 22: 627-694.
- Ronquist, F. 2000. TreeFitter 1.3 computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University. Disponível em <<http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/treefitter/treefitter.html>>
- Ronquist, F. 2003. Parcimony analysis of coevolving species associations, p. 22-64. In: Page, R.D.M. *Coespeciation*. Chicago University Press. Chicago.
- Ronquist, F. & S. Nylin. 1990. Process and pattern in the evolution of species associations. *Systematic Zoology* 29: 323-344.
- Sanmartín, I. & F. Ronquist. 2004. Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53: 217-243.
- Schuehli, G.S. e & C.J.B. de Carvalho. 2005. Revision and Cladistics of the Neotropical genus *Pseudoptilolepis* Snyder (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 23-34.
- Skidmore, P. 1985. *The Biology of the Muscidae of the World*. Series Entomologica 29. Dordrecht, Dr. W. Junk Publishers.

- Soares, E. D. G. 2008. *Reinwardtiinae (Diptera, Muscidae) é um grupo monofilético?: uma abordagem cladística morfológica e molecular*. Tese de doutorado disponível em: <http://dspace.c3sl.ufpr.br/dspace/bitstream/1884/15327/1/E.%20D.G.%20Soares_2008_Tese%20de%20Doutorado.pdf>
- Swofford, D.L. & W.P. Madison. 1987. Reconstructing ancestral characters states under Wagner parcimony. *Mathematical Biosciences* 87: 199-229.
- Turner, H. & R. Zandee. 1995. The behavior of Goloboff's tree fitness measure *F*. *Cladistics* 11: 57-72.
- USGS. 2001. GTopo30. United States Geological Survey EROS Data Center. Disponível em: <<http://edcdaac.usgs.gov/gtopo30/gtopo30.html>>
- Wheeler, W.C. 1995. Sequence alignment, parameter sensitivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. *Systematic Biology* 44: 321-331.
- Wiegmann, B.M.; Yeates, D.K. Thorne, J.L. & H. Kishino. 2003. Time flies, a new molecular time-scale for Brachyceran fly evolution without a clock. *Systematic Biology* 52: 745-756.
- Wulp, F.M. van der. 1896. Insecta, Diptera. In: Godman, F.D. & O. Salvin. *Biologia Centrali-Americana vol. II*. Londres.

TABELAS

Tabela 1. Matriz de dados para análise cladística. Onde: (?) = dados ausentes e (-) = dados inaplicáveis.

	0					1					2														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5
<i>Mesembrina meridiana</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0
<i>Muscina stabulans</i>	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	2	1	2	0	0	0	0	0	1	1
<i>Charadrella albuquerquei</i>	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Charadrella macrosoma</i>	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Charadrella malacophaga</i>	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Charadrella</i> sp. nov. 1	1	1	1	2	1	0	1	0	0	?	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>Charadrella</i> sp. nov. 2	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Alluaudinella bivittata</i>	?	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>Cariocamyia maculosa</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Chaetagenia stigmatica</i>	1	1	1	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Cyrtoneurina biseta</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Cyrtoneuropsis conspersa</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Cyrtoneuropsis maculipennis</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Cyrtoneuropsis polystigma</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Dichaetomyia vicaria</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1
<i>Itatingamyia</i> sp.	1	0	1	1	1	0	1	0	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Neomuscina currani</i>	0	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Neomuscina sanespra</i>	0	1	1	2	0	0	1	2	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Neomuscina zosteris</i>	0	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1
<i>Philornis aitkeni</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1
<i>Philornis downsi</i>	0	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Philornis fumicosta</i>	0	1	1	2	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Pseudoptilolepis chrysel</i>	0	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Pseudoptilolepis elbida</i>	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Ochromusca trifaria</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1

Tabela 1 (continuação). Matriz de dados para análise cladística. Onde: (?) = dados ausentes e (-) = dados inaplicáveis.

	2					3					4					5										
	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	
<i>Mesembrina meridiana</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Muscina stabulans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Charadrella albuquerquei</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	
<i>Charadrella macrosoma</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Charadrella malacophaga</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Charadrella</i> sp. nov. 1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Charadrella</i> sp. nov. 2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Alluaudinella bivittata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Cariocamyia maculosa</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Chaetagenia stigmatica</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Cyrtoneurina biseta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1
<i>Cyrtoneuropsis conspersa</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Cyrtoneuropsis maculipennis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1
<i>Cyrtoneuropsis polystigma</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Dichaetomyia vicaria</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
<i>Itatingamyia</i> sp.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>Neomuscina currani</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Neomuscina sanespra</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Neomuscina zosteris</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Philornis aitkeni</i>	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1
<i>Philornis downsi</i>	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Philornis fumicosta</i>	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Pseudoptilolepis chrysele</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1
<i>Pseudoptilolepis elbida</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1
<i>Ochromusca trifaria</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1

Tabela 1 (continuação). Matriz de dados para análise cladística. Onde: (?) = dados ausentes e (-) = dados inaplicáveis.

	5							6									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7
<i>Mesembrina meridiana</i>	1	1	0	-	-	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Muscina stabulans</i>	1	2	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Charadrella albuquerquei</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>Charadrella macrosoma</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>Charadrella malacophaga</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Charadrella</i> sp. nov. 1	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Charadrella</i> sp. nov. 2	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Alluaudinella bivittata</i>	0	?	?	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cariocamyia maculosa</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Chaetagenia stigmatica</i>	1	0	0	-	-	0	1	-	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Cyrtoneurina biseta</i>	0	1	0	-	-	0	0	-	0	1	0	1	0	0	1	0	0
<i>Cyrtoneuropsis conspersa</i>	1	0	0	-	-	0	0	-	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Cyrtoneuropsis maculipennis</i>	1	2	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyrtoneuropsis polystigma</i>	0	2	0	-	-	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Dichaetomyia vicaria</i>	0	0	0	-	-	0	0	-	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<i>Itatingamyia</i> sp.	?	?	?	?	?	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neomuscina currani</i>	0	2	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neomuscina sanespra</i>	1	3	0	-	-	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neomuscina zosteris</i>	1	1	0	-	-	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Philornis aitkeni</i>	1	2	0	-	-	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Philornis downsi</i>	1	2	0	-	-	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Philornis fumicosta</i>	1	2	0	-	-	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Pseudoptilolepis chrysel</i>	1	1	0	-	-	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>Pseudoptilolepis elbida</i>	1	1	0	-	-	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0
<i>Ochromusca trifaria</i>	0	0	0	-	-	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0

Tabela 2. Número de cladogramas, comprimento, *fit* e índices de consistência e retenção para cada um dos esquemas de pesagem testados para os dados originais. O *fit* depende da topologia, por isso apresenta diferentes valores para cada um dos cladogramas, assim, foram apresentados os intervalos. EW= pesagem igual; IW= pesagem implícita; SW= pesagem sucessiva.

Índices	Esquemas de pesagem				
	EW	SW	<i>k</i> =1-4	IW <i>k</i> =5	<i>k</i> =6-15
Número de cladogramas	2	1	1	1	1
Comprimento	203	204	207	206	203
<i>Fit</i> total	38,93-39,06	52,10	29,29-41,95	43,99	46,60-52,15
Índice de consistência	36,9	36,8	36,2	36,4	36,9
Índice de retenção	60	59,7	58,8	59,1	60

Tabela 3. Número de cladogramas, comprimento, *fit* e índices de consistência e retenção para cada um dos esquemas de pesagem testados para a reanálise da matriz de Couri & de Carvalho (2003). O *fit* depende da topologia, por isso apresenta diferentes valores para cada um dos cladogramas, assim, foram apresentados os intervalos. EW= pesagem igual; IW= pesagem implícita; SW= pesagem sucessiva.

Índices	Esquemas de pesagem			
	EW	SW	<i>k</i> =1	IW <i>k</i> =2-15
Número de cladogramas	4	1	1	1
Comprimento	159	161	163	161
<i>Fit</i> total	36,94-36,67	47,72	28,58	34,04-47,78
Índice de consistência	39,6	39,1	38,7	39,1
Índice de retenção	65,2	69,5	63,8	64,5

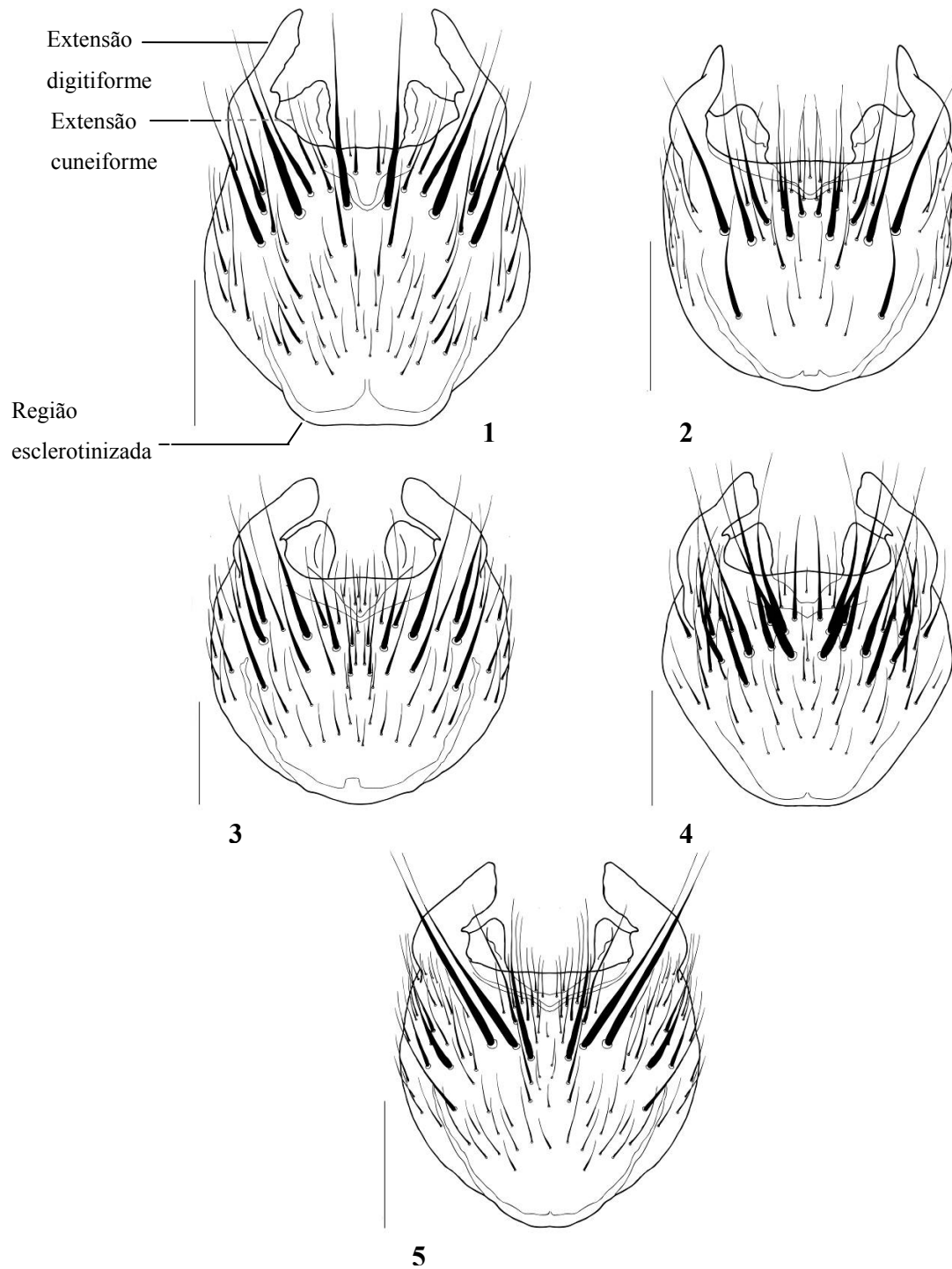
Tabela 4. Clados que contém *Charadrella* encontrados nas diferentes análises e em quais parâmetros aparecem. EW= pesagem igual; IW= pesagem implícita; SW= pesagem sucessiva.

Clado	Parâmetros
<i>((Dichaetomyia, Alluaudinella), (Ochromusca, (Itatingamyia, (Cariocamyia, Charadrella))))</i>	SW
<i>(Ochromusca, ((Dichaetomyia, Alluaudinella), (Itatingamyia, (Cariocamyia, Charadrella))))</i>	EW, cladograma 1
<i>(Dichaetomyia, (Alluaudinella, (Ochromusca, (Itatingamyia, (Cariocamyia, Charadrella))))</i>	EW, cladograma 2; IW, $k=6-15$.
<i>(Alluaudinella, (Ochromusca, (Itatingamyia, (Cariocamyia, Charadrella))))</i>	EW, cladograma 2; IW, $k=6-15$.
<i>(Ochromusca, (Itatingamyia, (Cariocamyia, Charadrella)))</i>	EW, cladograma 2; IW, $k=6-15$.
<i>(Itatingamyia, (Cariocamyia, Charadrella))</i>	EW, cladogramas 1 e 2; SW; IW, $k=6-15$.
<i>(Cariocamyia, Charadrella)</i>	Todos

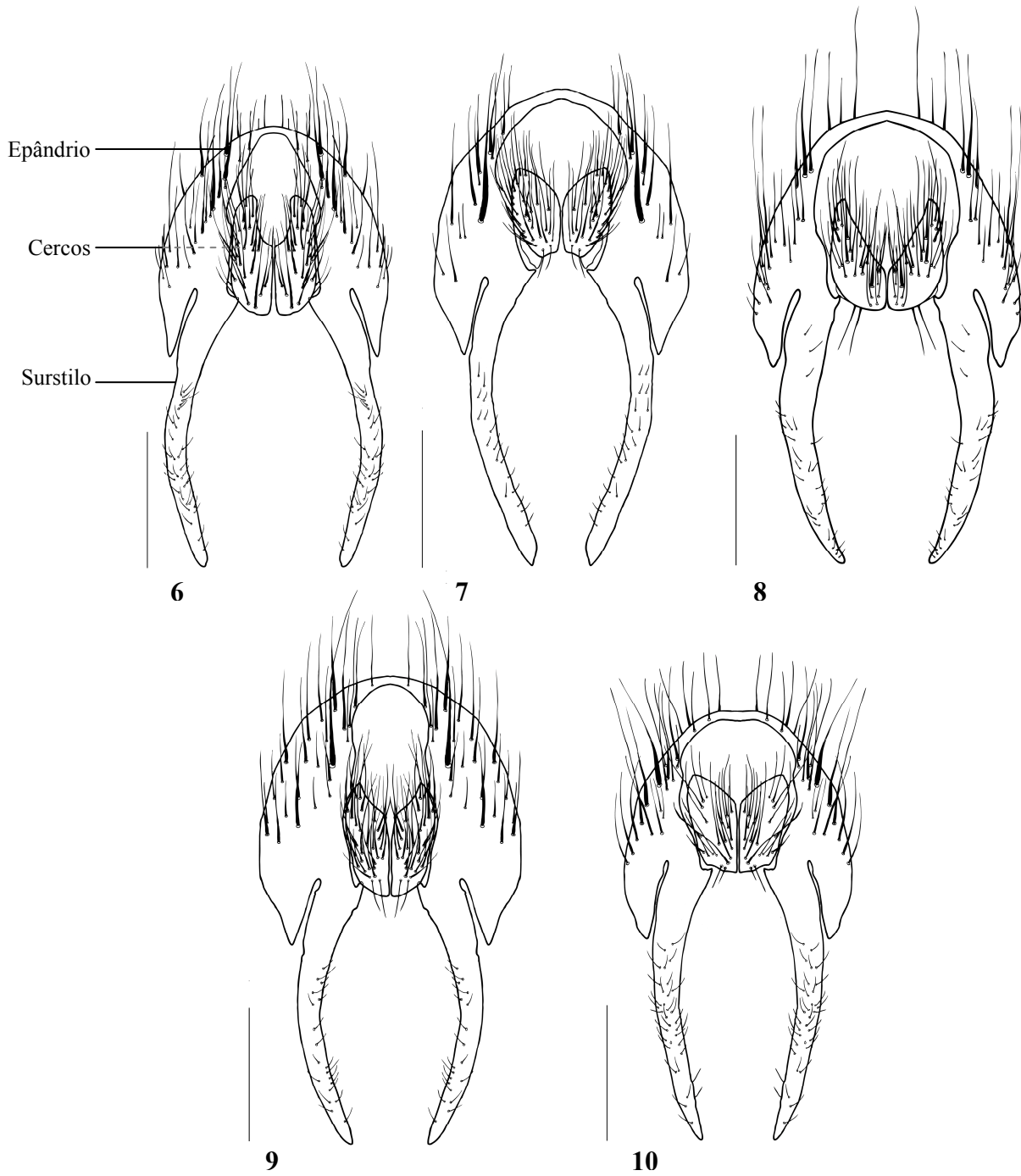
Tabela 5. Localidades com registro de coleta das espécies de *Charadrella*. Coordenadas em graus decimais. As interrogações representam registros sem localização precisa.

Espécie	País	Estado/Província	Localidade	Lat.	Long.
<i>Charadrella albuquerquei</i>	Brasil	Amapá	Serra Norte	-6,18	-49,93
<i>Charadrella albuquerquei</i>	Brasil	Pará	Tucuruí	-3,70	-49,70
<i>Charadrella albuquerquei</i>	Brasil	Pará	Serra do Navio	0,90	-52,03
<i>Charadrella macrosoma</i>	Equador		Guayaquil	9,16	-79,5
<i>Charadrella macrosoma</i>	Guatemala			?	?
<i>Charadrella macrosoma</i>	Guiana			?	?
<i>Charadrella macrosoma</i>	México		Norte de Yucatán	?	?
<i>Charadrella macrosoma</i>	Panamá		Ilha Barro Colorado	-2,16	-79,9
<i>Charadrella macrosoma</i>	Trinidad e Tobago		Tabaquite	10,38	-61,3
<i>Charadrella malacophaga</i>	Brasil	Bahia	Itamaraju	-14,13	-40,55
<i>Charadrella malacophaga</i>	Brasil	Bahia	Mucuri	-12,95	-38,56
<i>Charadrella malacophaga</i>	Brasil	Bahia	Prado	-17,35	-39,21
<i>Charadrella malacophaga</i>	Brasil	Bahia	Una	-15,30	-39,06
<i>Charadrella malacophaga</i>	Brasil	Espírito Santo	Conceição da Barra	-18,58	-39,75
<i>Charadrella malacophaga</i>	Brasil	Espírito Santo	Linhares	-19,41	-40,06
<i>Charadrella malacophaga</i>	Brasil	Espírito Santo	Pedro Canário	-18,30	-39,95
<i>Charadrella malacophaga</i>	Brasil	Minas Gerais	Viçosa	-20,75	-42,88
<i>Charadrella malacophaga</i>	Brasil	Rio de Janeiro	Rio de Janeiro	-22,88	-43,28
<i>Charadrella</i> sp. nov. 1	Bolívia	Cochabamba	Rio Cotacajes, 900m	-16,53	-66,88
<i>Charadrella</i> sp. nov. 2	Brasil	Mato Grosso	Cáceres	-16,06	-57,68
<i>Charadrella</i> sp. nov. 2	Brasil	Rondônia	Ariquemes	-9,93	-63,06

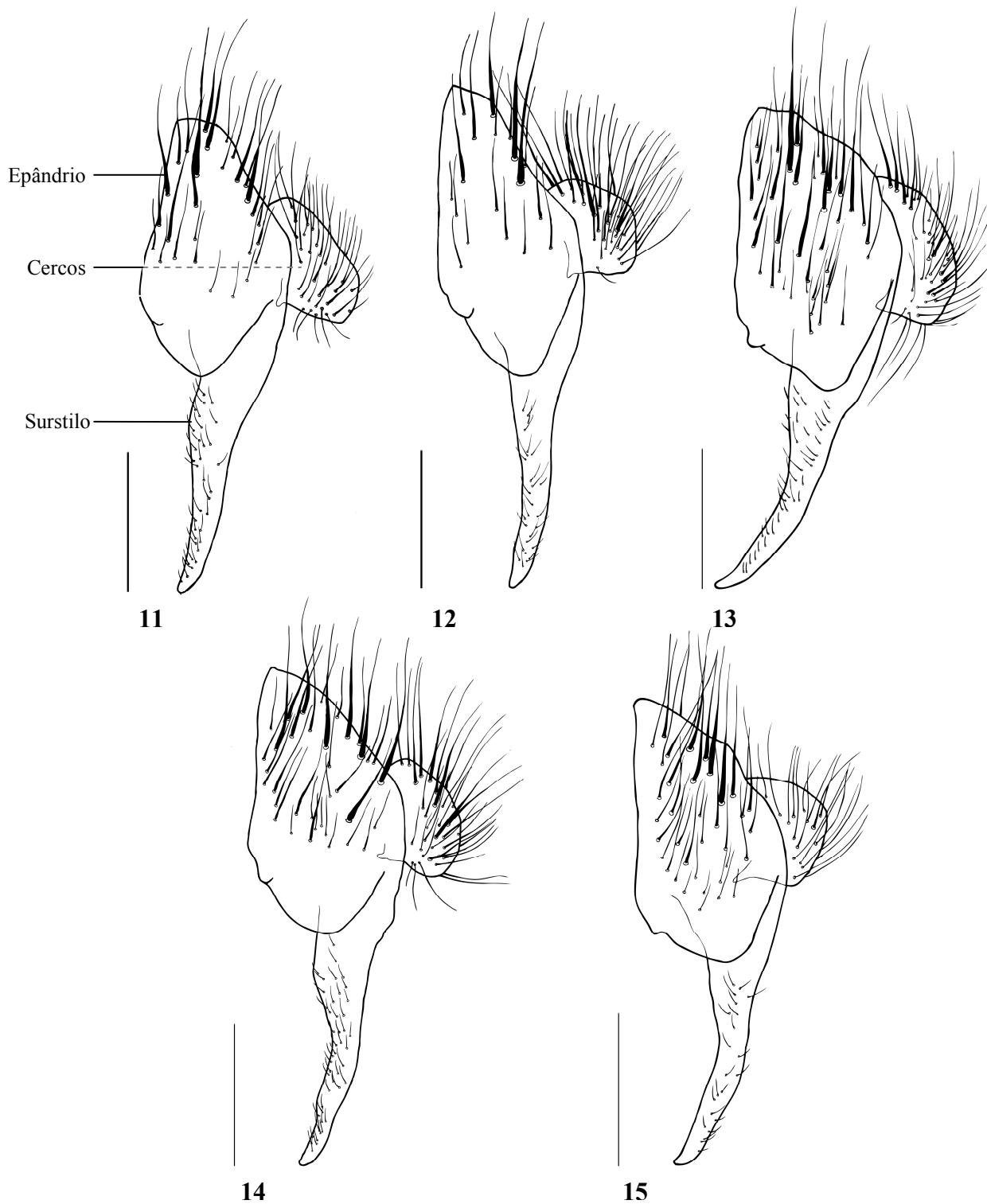
FIGURAS



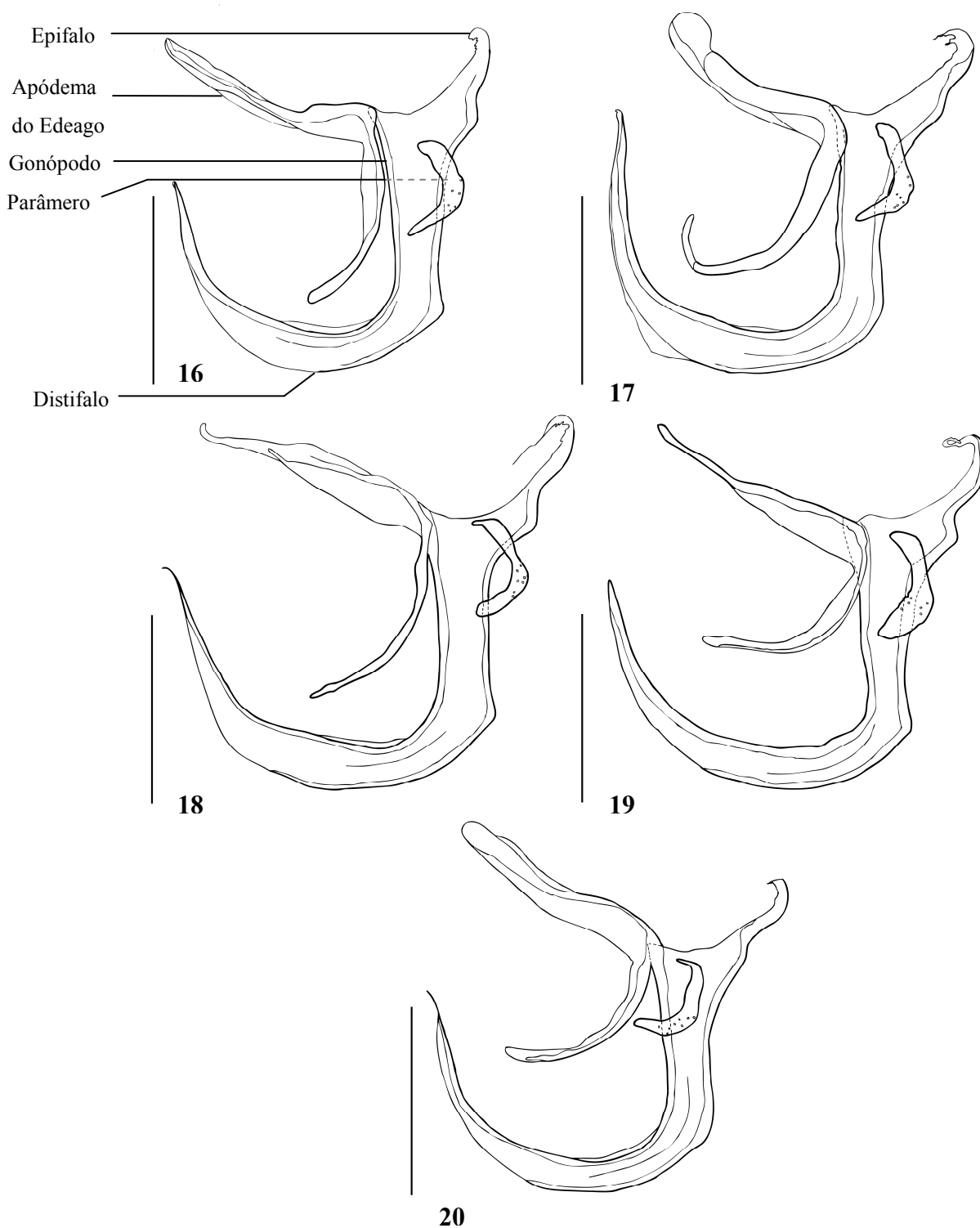
Figuras 1-5: V esternito do macho, vista dorsal. (1) *C. albuquerquei*; (2) *C. macrosoma*; (3) *C. malacophaga*; (4) *Charadrella* sp. nov. 1; (5) *Charadrella* sp. nov. 2. Escala: 0,5mm.



Figuras 6-10: Epândrio, surstilos e cercos, vista dorsal. (6) *C. albuquerquei*; (7) *C. macrosoma*; (8) *C. malacophaga*; (9) *Charadrella* sp. nov. 1; (10) *Charadrella* sp. nov. 2. Escala: 0,5mm.



Figuras 11-15: Epândrio, surstilos e cercos, vista lateral. (11) *C. albuquerquei*; (12) *C. macrosoma*; (13) *C. malacophaga*; (14) *Charadrella* sp. nov. 1; (15) *Charadrella* sp. nov. 2. Escala: 0,5mm.



Figuras 16-20: Edeago, gonópodo e parâmero vista lateral. (16) *C. albuquerquei*; (17) *C. macrosoma*; (18) *C. malacophaga*; (19) *Charadrella* sp. nov. 1; (20) *Charadrella* sp. nov. 2. Escala: 0,5mm.

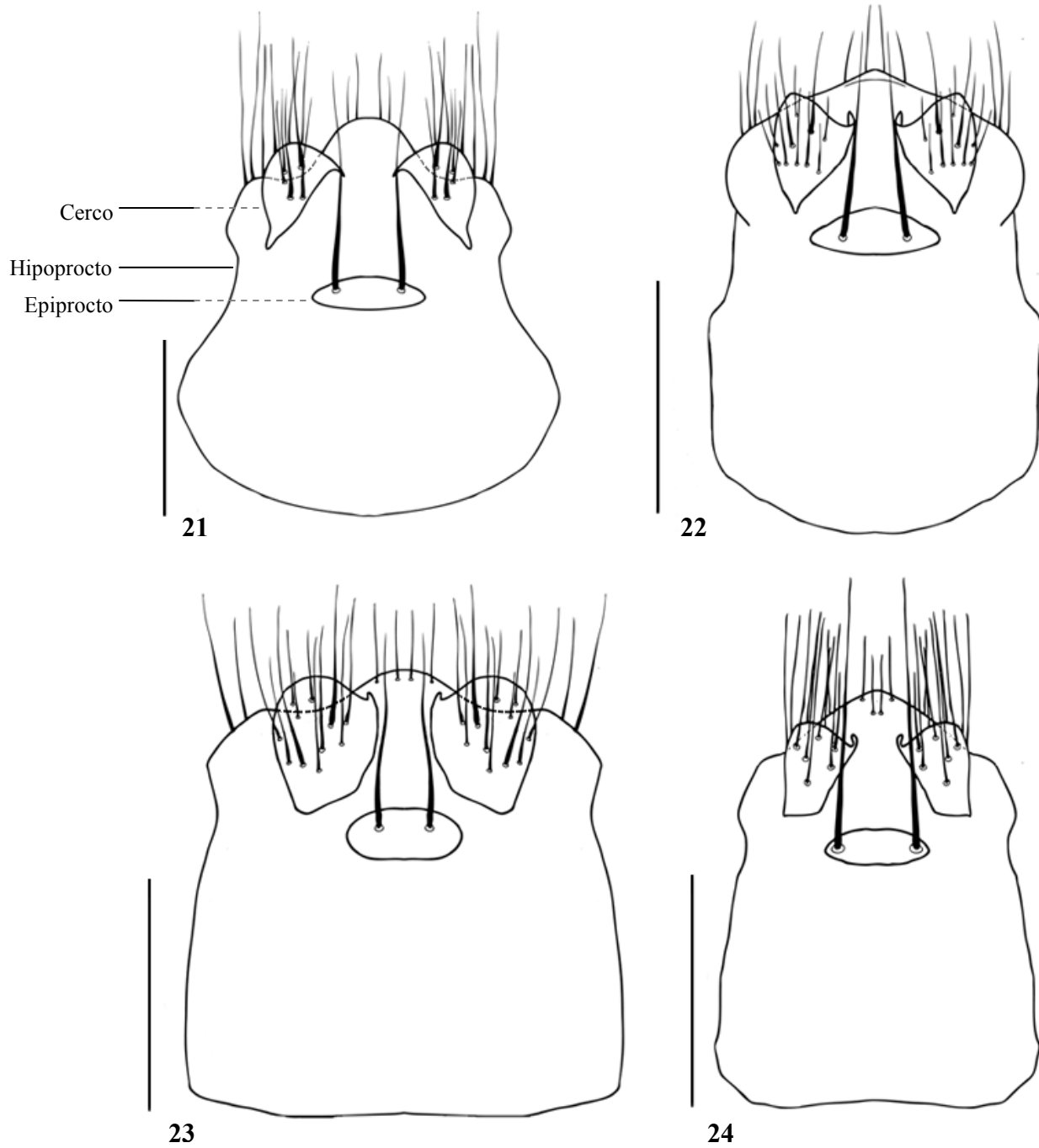


Figura 21-24: Hipoprocto, epiprocto e cercos, vista dorsal. (21) *C. albuquerquei*; (22) *C. macrosoma*; (23) *C. malacophaga*; (24) *Charadrella* sp. nov. 2. Escala: 0,5mm.

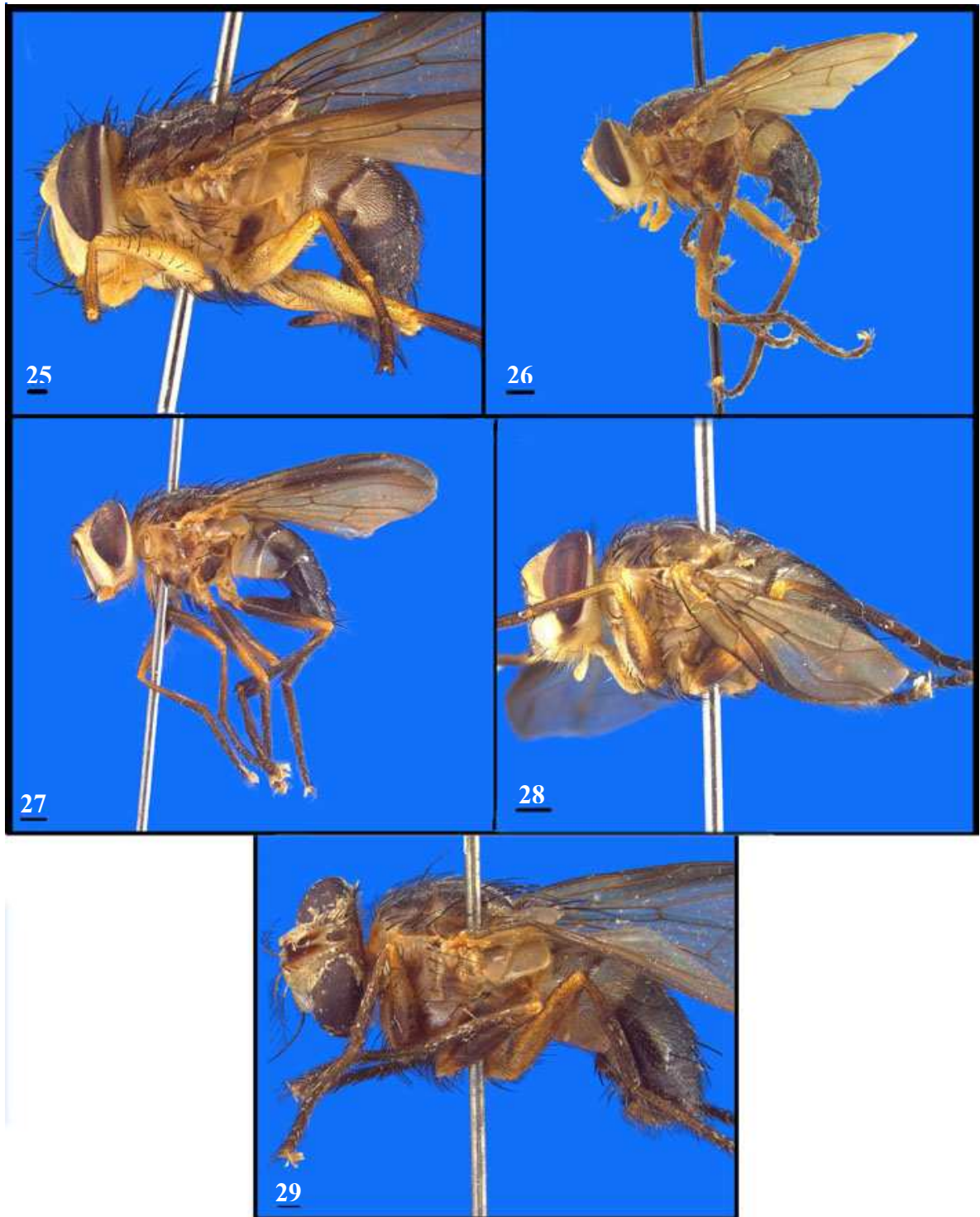
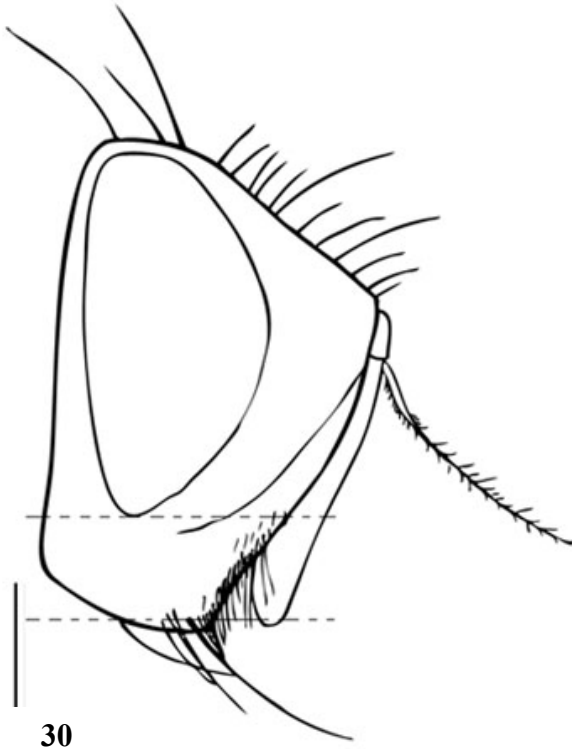
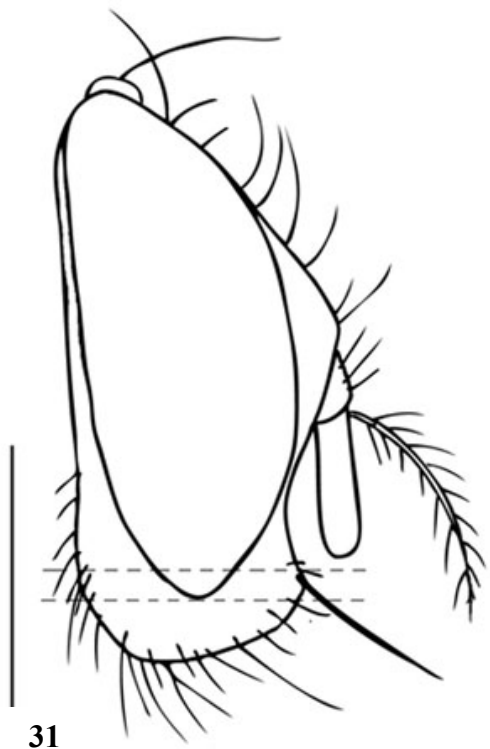


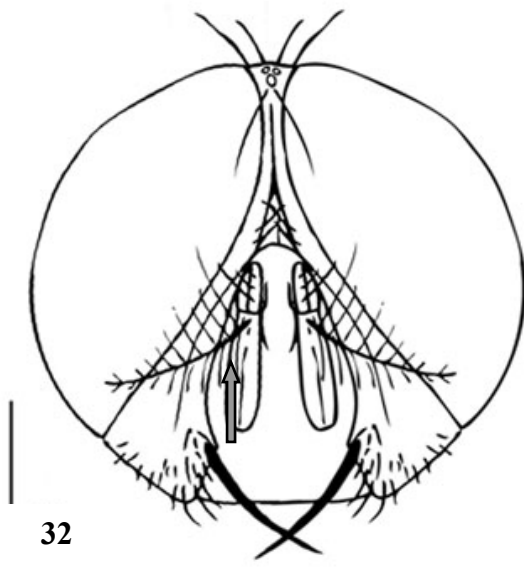
Figura 25-29: Hábito do macho, vista lateral. (25) *C. albuquerquei*; (26) *C. macrosoma*; (27) *C. malacophaga*; (28) *Charadrella* sp. nov. 1; (29) *Charadrella* sp. nov. 2. Escala: 1mm.



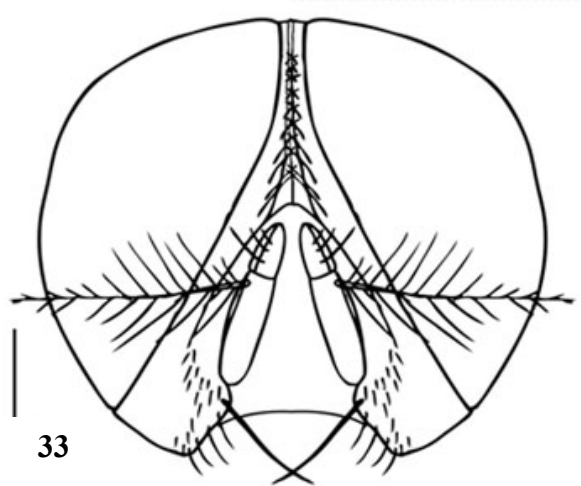
30



31



32

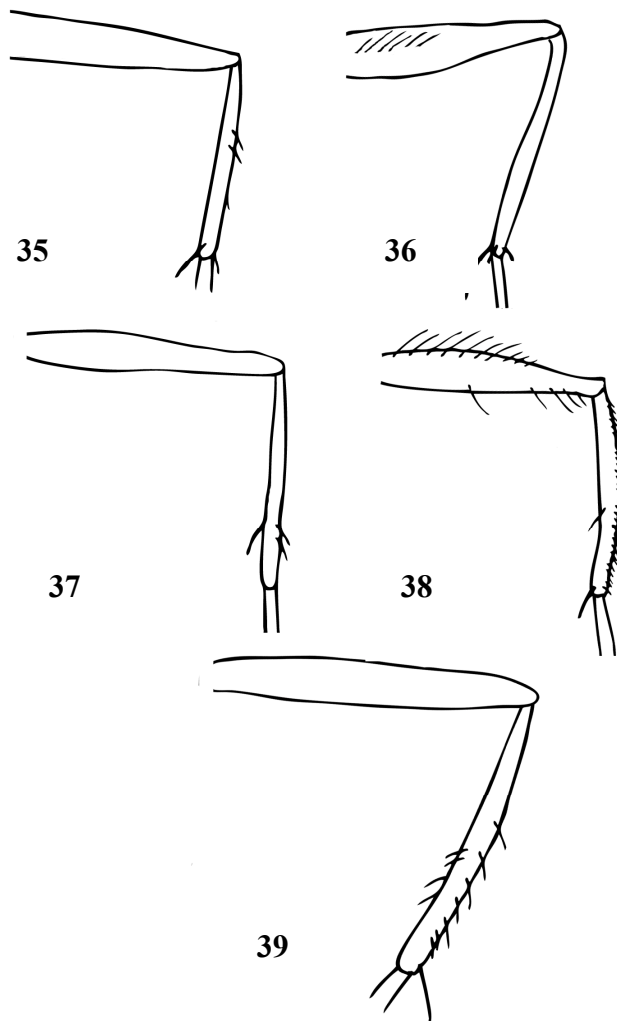


33

Figuras 30-33: Cabeça, machos. (30) *Itatingamyia* sp., vista lateral; (31) *Pseudoptilolepis elbida*, vista lateral; (32) *Cyrtoneuropsis conspersa*, vista frontal. Em destaque: tubérculo facial; (33) *Philornis downsi*, vista frontal. Escala: 1mm.



Figura 34: Asa de *Charadrella malacophaga*, vista dorsal. Em destaque: célula bc nua. Escala: 1mm.



Figuras 35-39: Perna do macho. (35) *Itatingamyia* sp., vista anterior, perna I; (36) *Charadrella malacophaga*, vista anterior, perna II; (37) mesmo, *Mesembrina meridiana*; (38) *Charadrella malacophaga*, vista anterior, perna III; (39) *Ochromusca trifaria*, vista posterior, perna III.

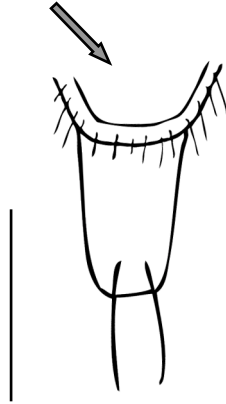
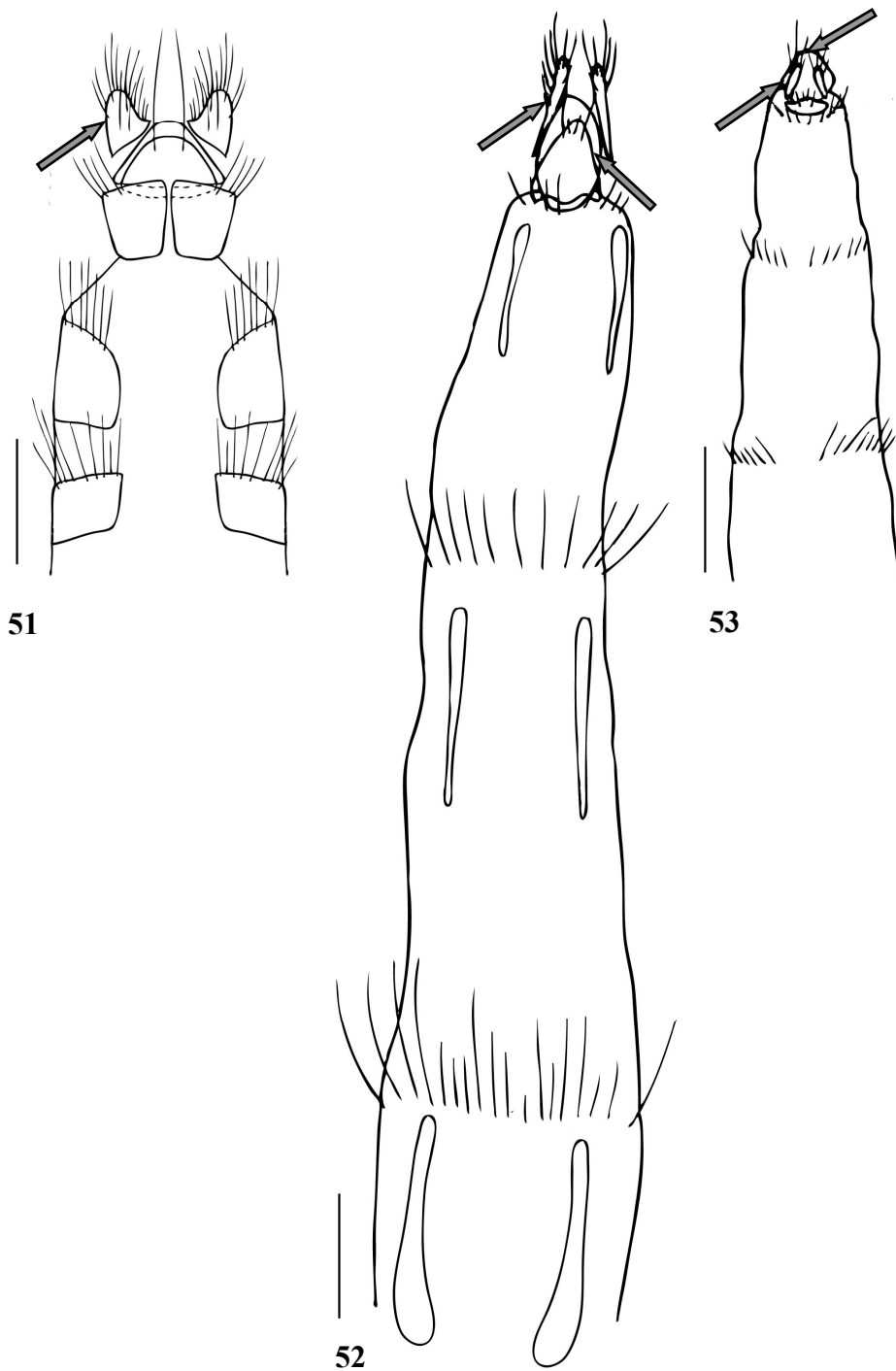
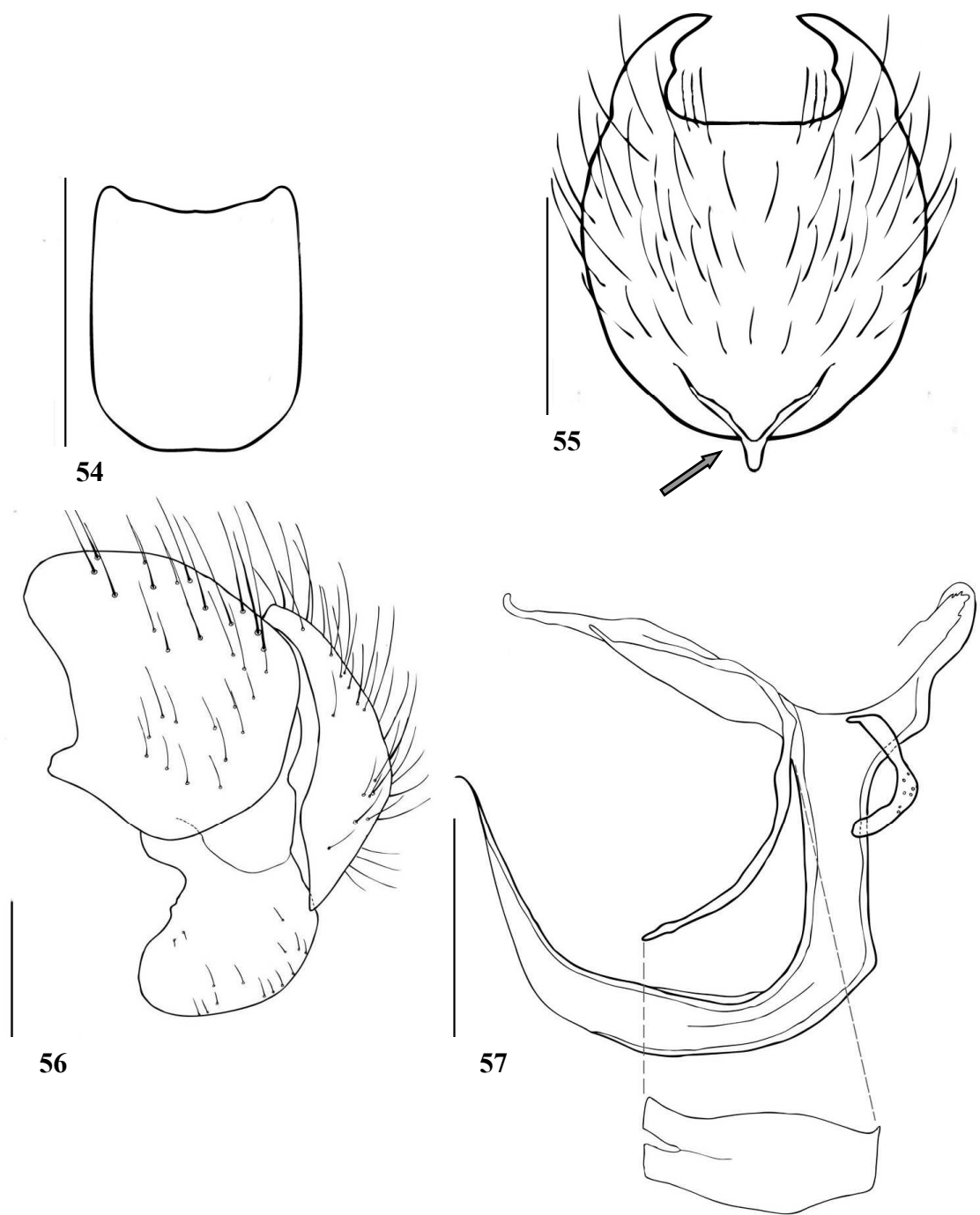


Figura 50: I e II esternitos de *Charadrella malacophaga*, vista dorsal. Em destaque: disco do I esternito nu e borda ciliada. Escala: 1mm.



Figuras 51-53: Ovipositor, vista dorsal: (51) *Cariocamyia maculosa*. Em destaque: cerco triângular; (52) *Philornis aitkeni*. Em destaque: cerco digitiforme; hipoprocto ovóide ; (53) *Neomuscina sanespra*. Em destaque: cerco digitiforme; hipoprocto pentagonal. Escala: 0,5mm.



Figuras 54-57: (54) esternito V *Cyrtoneuropsis conspersa*, vista dorsal; (55) esternito V *Cariocamyia maculosa*, vista dorsal. Em destaque: região esclerotizada; (56) Cercos e surstylus *Itatingamyia* sp. vista lateral; (57) edeago de *Charadrella malacophaga* vista lateral. Em destaque os gonópodos fundidos, em vista dorsal. Escala: 0,5mm.

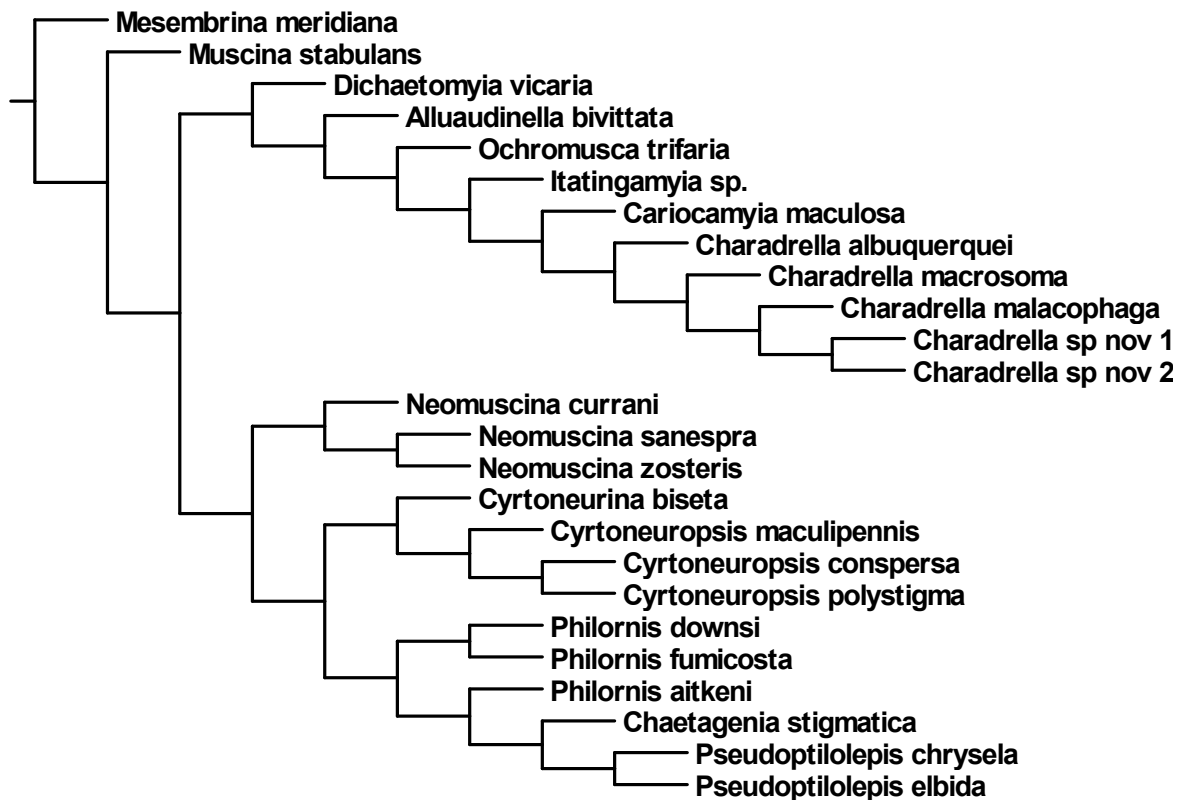


Figura 58: Um dos cladogramas mais parcimoniosos obtidos com pesagem igual.
 Comprimento: 203; índice de consistência: 36,9; índice de retenção: 60.

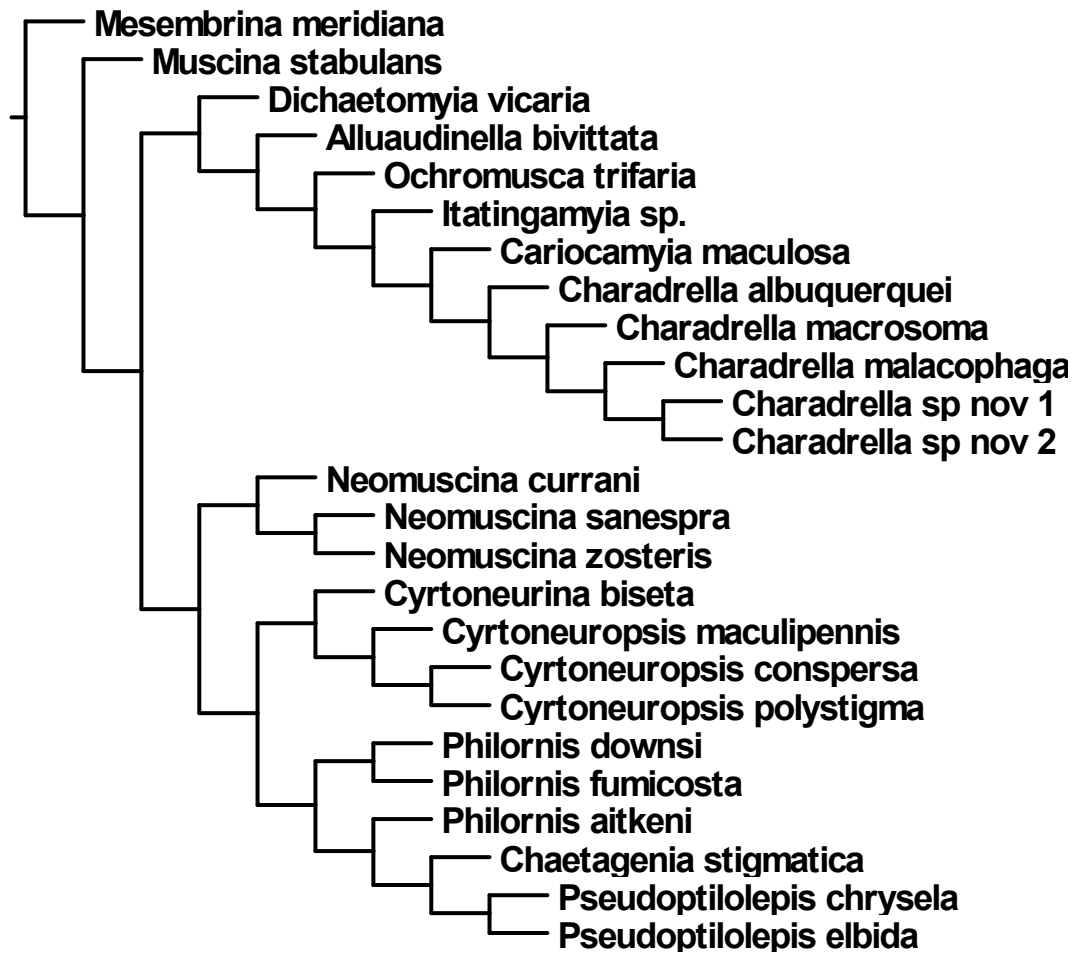


Figura 59: Um dos cladogramas mais parcimoniosos obtidos com pesagem igual.
 Comprimento: 203; índice de consistência: 36,9; índice de retenção: 60. A topologia é
 idêntica obtido com pesagem implícita ($k=6-15$).

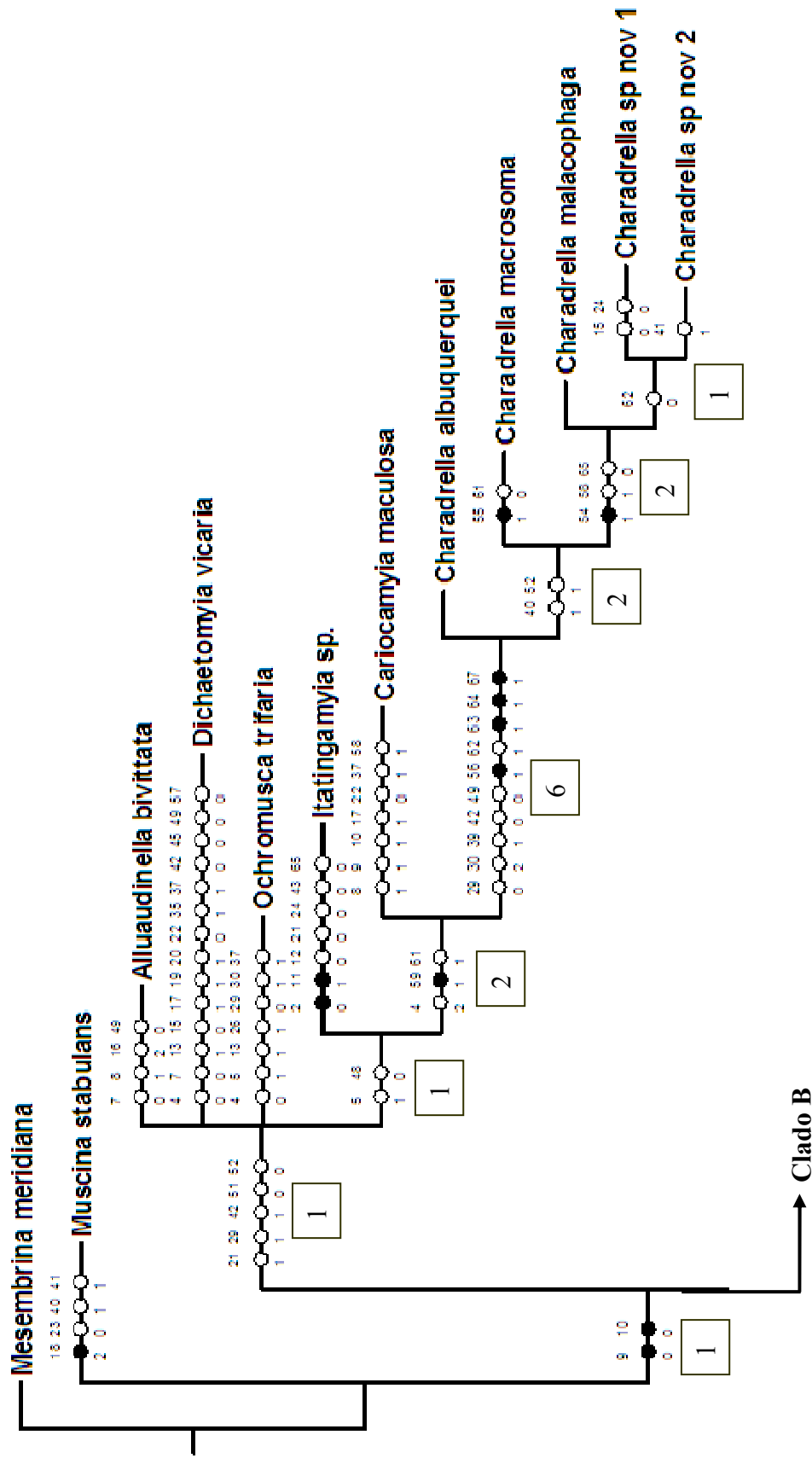


Figura 60: Consenso estrito dos dois cladogramas mais parcimoniosos gerados com pesos iguais, otimização não ambígua. Comprimento: 214; índice de consistência: 37,3; índice de retenção: 60. Círculos pretos correspondem a surgimentos únicos e círculos brancos a surgimentos múltiplos. Nos retângulos, o Suporte de Bremer.

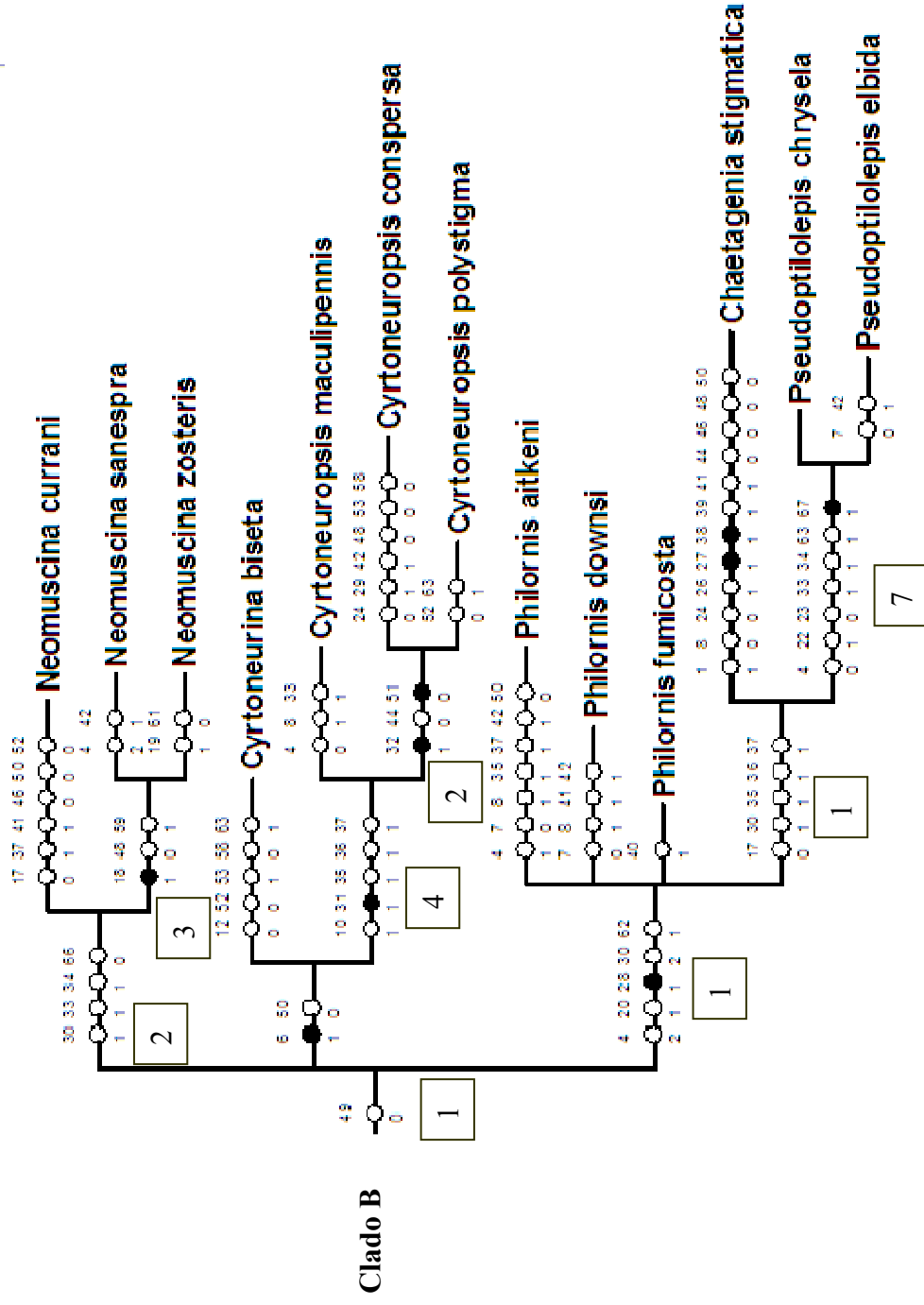


Figura 60 (continuação): Consenso estrito dos dois cladogramas mais parcimoniosos gerados com pesos iguais, otimização não ambígua. Comprimento: 214; índice de consistência: 37,3; índice de retenção: 60. Círculos pretos correspondem a surgimentos únicos e círculos brancos à surgimentos múltiplos. Nos retângulos, o Suporte de Bremer.

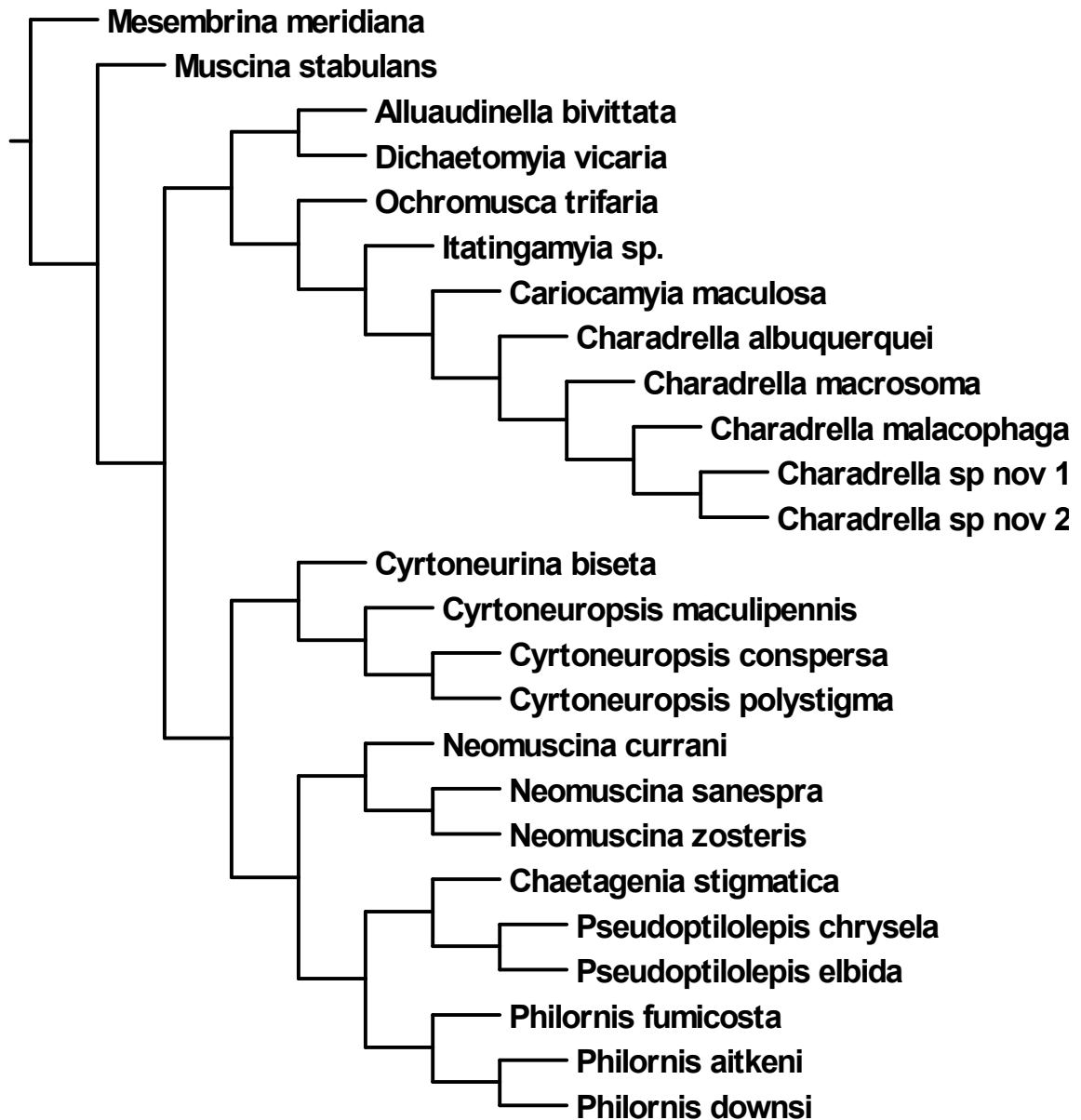


Figura 61: Cladograma mais parcimonioso obtido com pesagem sucessiva. Comprimento: 204; índice de consistência: 36,8; índice de retenção: 59,7.

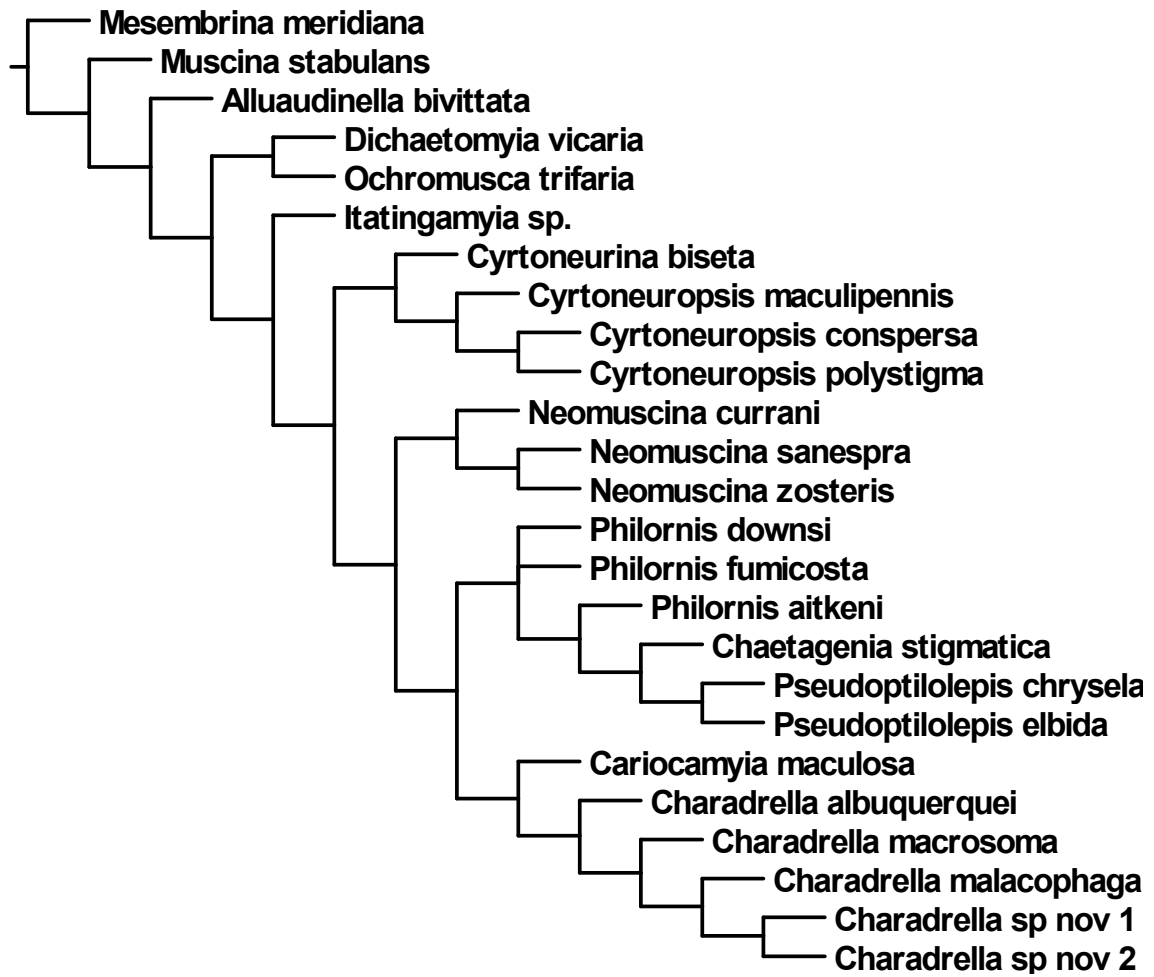


Figura 62: Cladograma mais parcimonioso obtido com pesagem implícita ($k= 1-4$).
 Comprimento: 207; índice de consistência: 36,2; índice de retenção: 58,8.

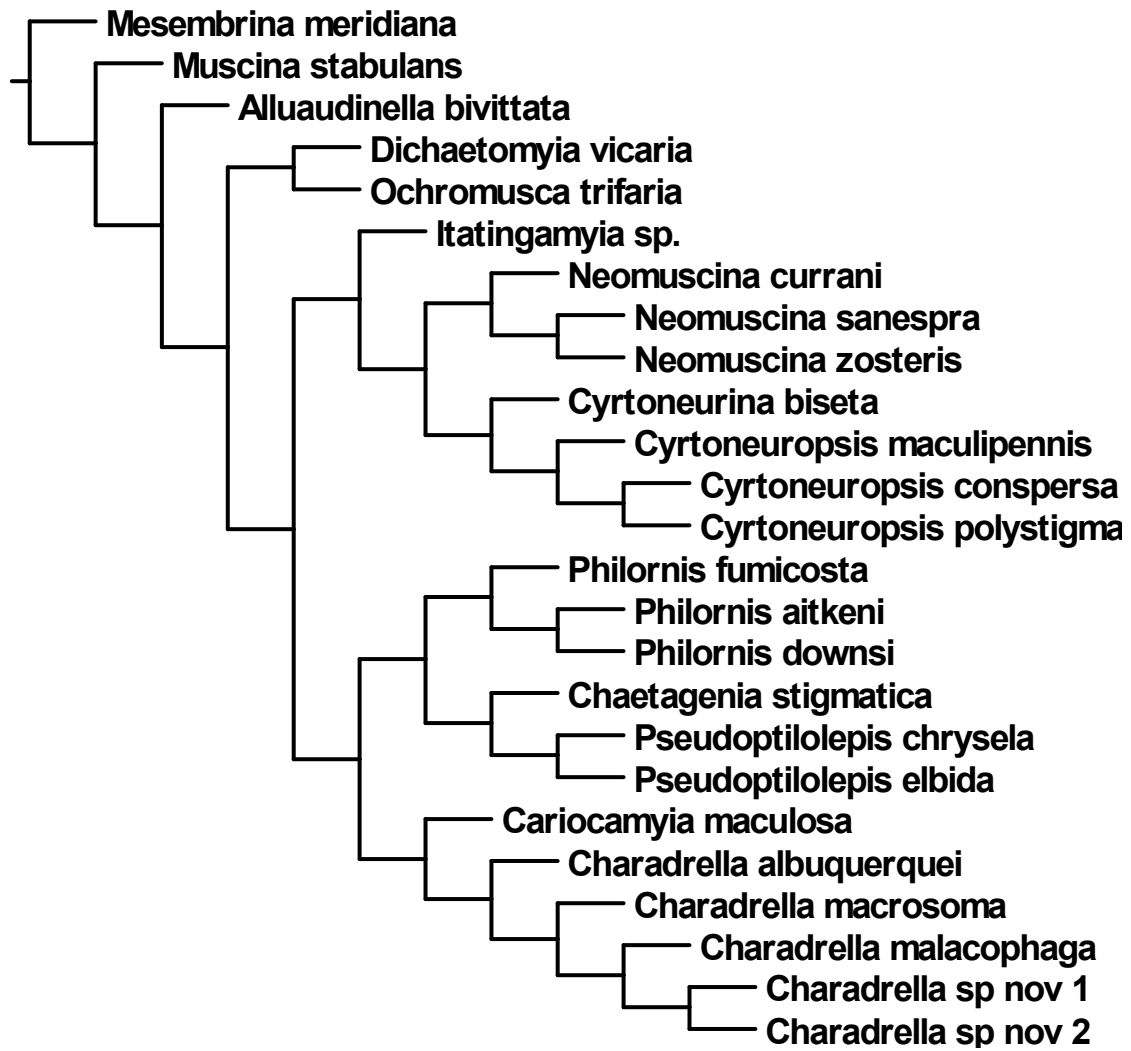


Figura 63: Cladograma mais parcimonioso obtido com pesagem implícita ($k= 5$). Comprimento: 206; índice de consistência: 36,2; índice de retenção: 58,8.

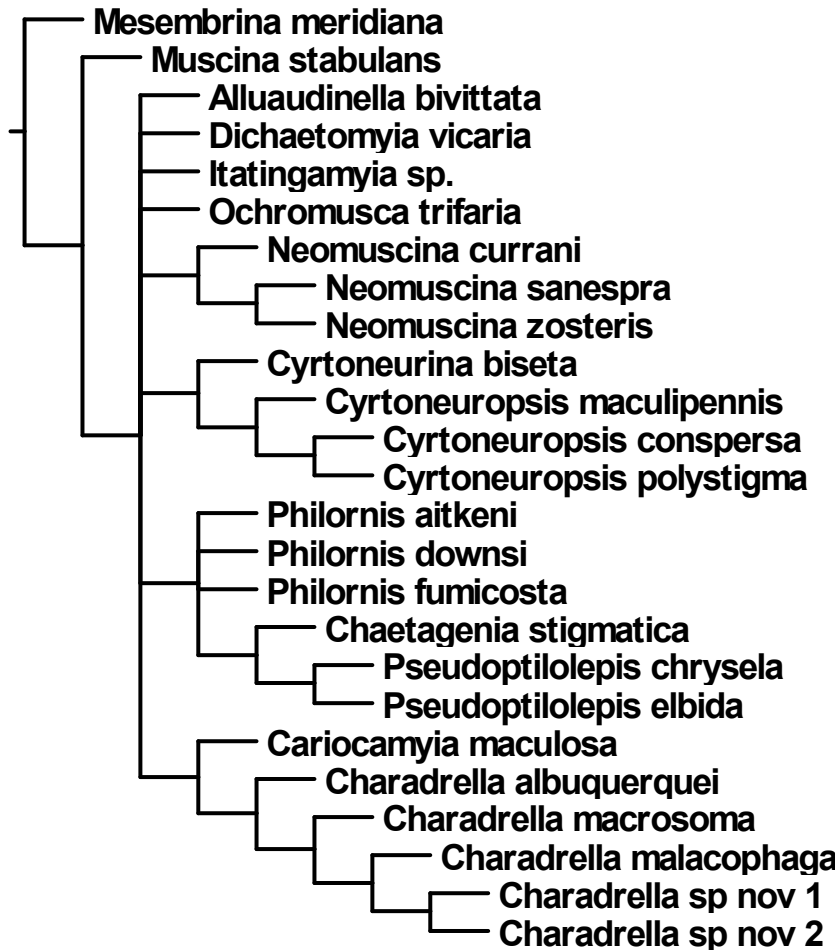
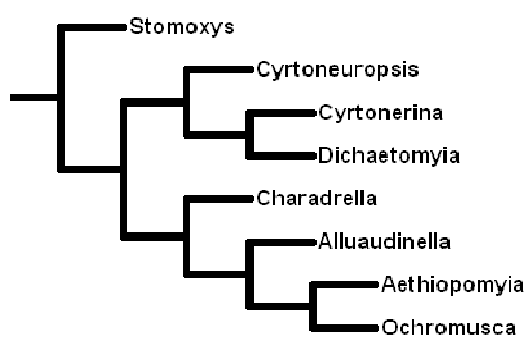
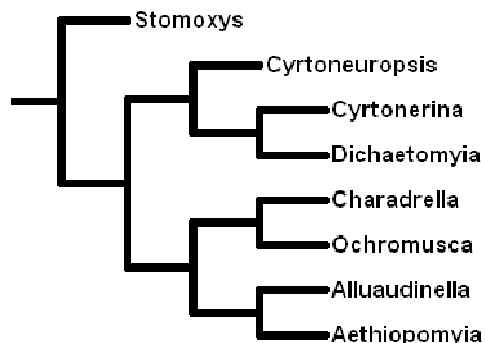


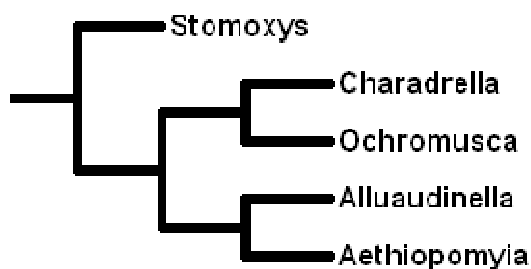
Figura 64: Consenso estrito de todos os cladogramas obtidos através da pesagem igual, sucessiva e implícita. Comprimento: 229; índice de consistência: 33; índice de retenção: 52.



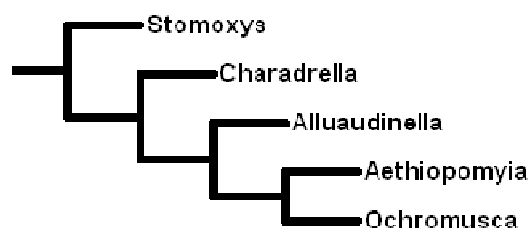
65



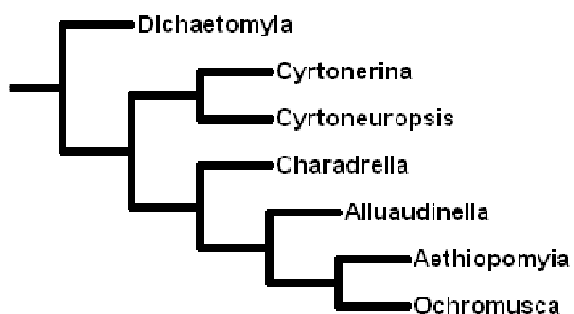
66



67



68



69

Figuras 65-69: Clados que contém *Charadrella* obtidos pela reanálise dos da matriz de Couri & de Carvalho (2003). (65) Pesagem igual; (66) Pesagem igual; (67) Pesagem igual; (68) Pesagem igual; (69) Pesagem sucessiva e implícita ($k=1-15$).

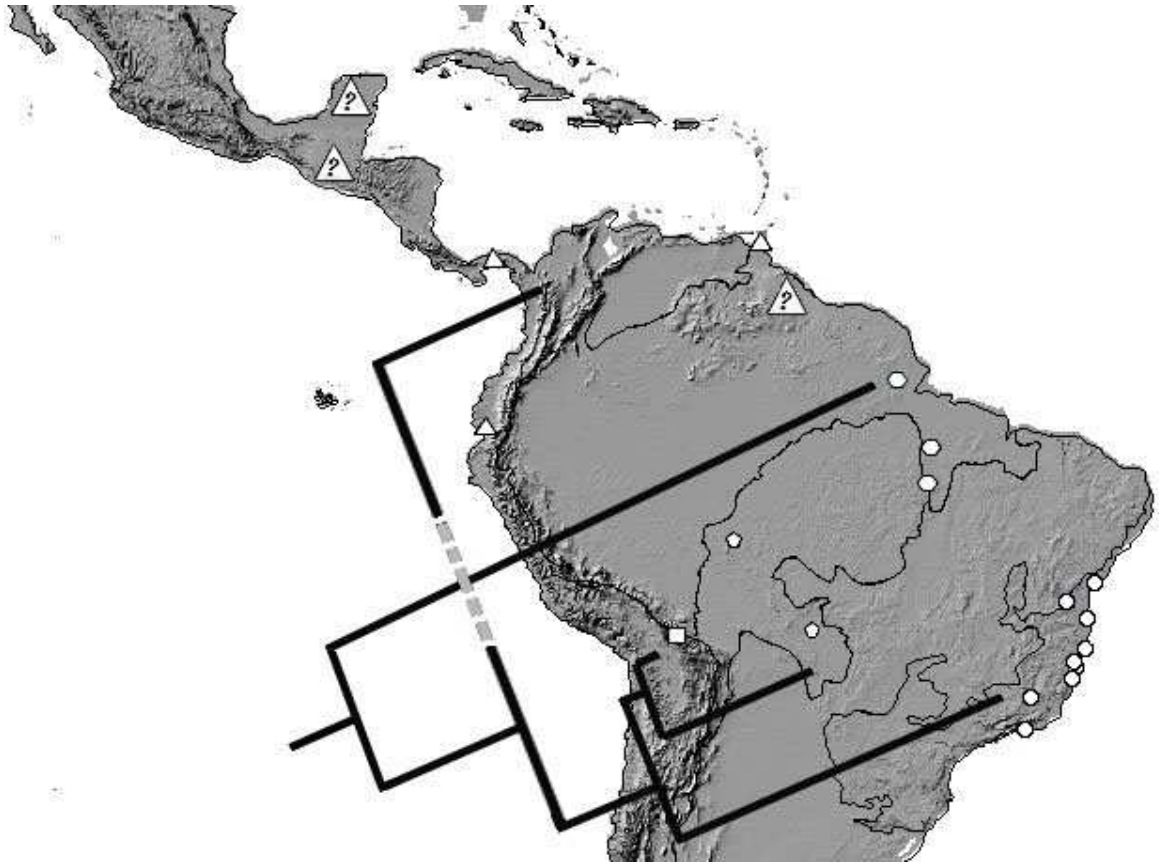


Figura 70: Mapa mostrando a distribuição de *Charadrella* com o cladograma representando suas relações filogenéticas. Triângulo: *C. macrosoma*; hexágono: *C. albuquerquei*; círculo: *C. malacophaga*; quadrado: *Charadrella* sp. nov. 1; pentágono: *Charadrella* sp. nov. 2. Os triângulos com uma interrogação representam registros sem localização precisa de *C. macrosoma*.

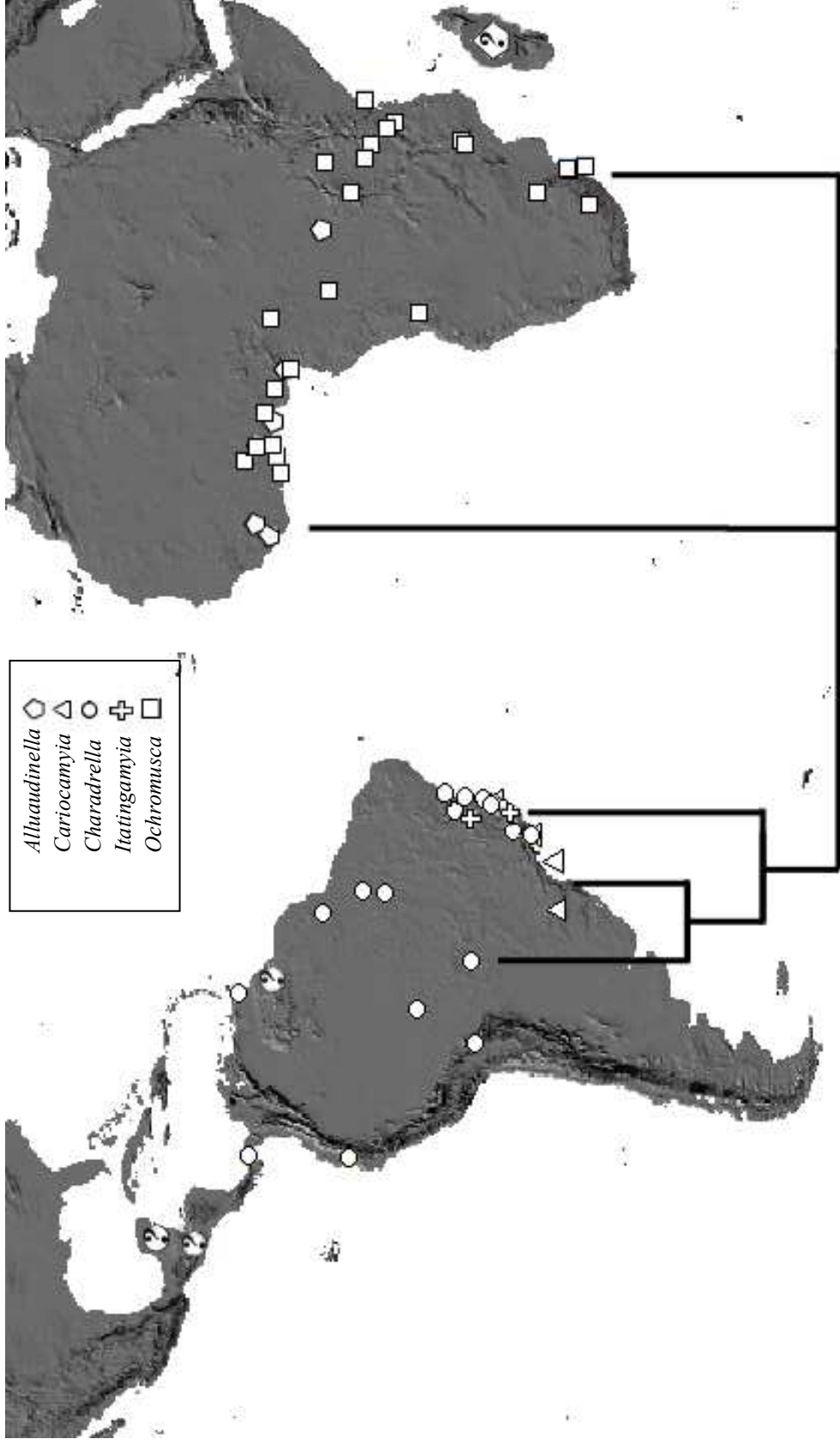


Figura 71: Mapa mostrando a distribuição de *Charadrella*, *Cariocamyia*, *Itatingamyia*, *Ochromusca* e *Alluaudinella* e cladograma representando as suas relações filogenéticas. Os círculos com uma interrogação representam registros sem localização precisa de *Charadrella*. O hexágono com uma interrogação representam registros sem localização precisa de *Alluaudinella*.

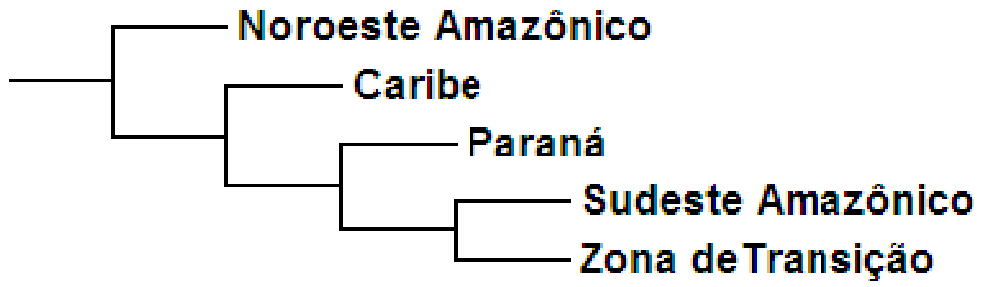


Figura 72. Cladograma de área de *Charadrella* gerado através da BPA e do TreeFitter.

ANEXO 1: MATERIAL EXAMINADO

Alluaudinella bivittata Mcquart 1843

1♂ e 1♀ “Tete Pan / Zululand / leg. Paterson” (MNRJ)

Cariocamyia maculosa Snyder, 1951

6♂ “Morretess – PR / BR – 25.X.1983 / Mata de galeria | Rio Marumbi / C.J.B. Carvalho / L.P. Albuquerque” (DZUP); 1♀ “GUARAPUAVA – PARANÁ / Est. Águas Sta. Clara / BRASIL 01.IX.1986 / Lev. Ent. PROFAUPAR / MALAISE” (DZUP); 1♂ “BRASIL, RS / PELOTAS / 31°44’39” S 52°13’22” / 28.II.2003 – MALAISE / R.S. Kruger leg” (DZUP); 1♀ “BRA, ES, São Mateus / Pólo Universitário / 6.I.2009 / E.D.G. Soares leg.” (DZUP);

Chaetagenia stigmatica Malloch, 1928

1♂ “BRASIL Antonina / Reserva Biológica Sapitundava / 19.X.1987 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP); 1♀ “Vilhena, Rondônia / Roppa & Becker col / out. 90” (DZUP).

Cyrtoneurina biseta (Walker, 1853)

1♀ “BRASIL PR Antonina / Reserva Biol. Sapitundava / 14.IX.1987 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP); 2♀ “P. GROSSA, PR Brasil / (V. Velha IAPAR) / Ganho & Marinoni / 13-IX-1999 MALAISE 4” (DZUP), 1♂ e 1♀, idem, 01.XI.1999 (DZUP), 3♀, idem, 08.XI.1999(DZUP), 2♀, idem, 18.XI.1999 (DZUP).

Cyrtoneuropsis conspersa

1♂ e 1♀ “BRASIL Roraima / Rio Uraricoera / Ilha de Maracá / 02-13.V.1987 | J.A. Rafael / J.E.B. Brasil / L.S. Aquino | Armadilha de Malaise” (DZUP), 2♀, idem, “Armadilha suspensa” (DZUP); 1♀ “BRASIL Roraima / Ilha de Maracá / 27-30.III.1987 / Luis S. Aquino / Armadilha de Malaise” (DZUP); 1♀ “BRASIL PR Jundiá do Sul / Fazenda Morro Verde / 21.IX.1987 / Lev. Ent. PROFAUPAR / MALAISE” (DZUP).

Cyrtoneuospsis maculipennis

2♂ “BRASIL PR Jundiá do Sul / Fazenda Monte Verde / 09.XI.1988 / Lev. Ent. PROFAUPAR / MALAISE” (DZUP), 3♂ e 1♀, idem, 12.X.1987 (DZUP); 2♂ e 1♀ “P. GROSSA PR Brasil / (V. Velha – IAPAR) / Ganho & Marinoni / 29.V.2000 MALAISE 4” (DZUP), 1♂ e 1♀, idem, 26.VI.2000 (DZUP).

Dichaetomyia vicaria Walker, 1859

1♂ “AUSTRÁLIA: / N. Queensland. / Redlynch. /10-17.VIII.1938. / R.G. Wind | Papuan-Australian / Expedition / B.M. 1939-127” (DZUP), 1♀ “Rockhampton Q / Sept. 19 1963 / D. E. Havenstein” (DZUP).

Itatingamyia sp.

1♂ “BIOTA-FAPESP / BRASIL ES Santa Teresa / Est. Biológica Santa Lúcia – 867m / 19 58 37 3 S 40 32 22 5 W / Arm. Malaise – Ponto 1 – Trilha / 9-12 IV 2001 / C.O. Azevedo & eq. col.” (MZUSP).

Muscina stabulans Fallen, 1817

1♂ “Uberaba – Curitiba / Paraná Brasil / 17-9-75 / A. Imbiriba leg” (DZUP), 1♀ idem, 20.XI.75 (DZUP), 1♀, idem, 25.IX.75 (DZUP); 1♀, idem, 23.X.75 (DZUP); 1♀, idem, 09.X.75 (DZUP); 2♂, idem, 30.X.75 (DZUP); 1♂ idem, 16.X.75 (DZUP); 1♀, idem, 8.X.75 (DZUP). 2♂ “Curitiba-PR / Cidade, cebola / 02-V-92 / C.B. Jesus col.” (DZUP).

Mesembrina meridiana (Linnaeus 1758)

1♂ e 1♀ “GB, Norfolk: / Hickling Broad / 24-25.VIII.92 / C. Carvalho” (DZUP), 1♀ “Derbys: Etherow Val. / 24.VII.1965 / P. Skidmore” (DZUP), 5♀ “Port Meadows, Oxford / Port Meadows, Oxford / Reino Unido, 12.VIII.2003 / on cow dung / S.S. Nihei leg” (DZUP), 1♂ e 1♀ “INGLATERRA, Oxford / Burgess Field Park. / 06.IX.2003 / S.S. Nihei leg. | Sobre frutos de *Rubus* / sp “blackberry” / (Rosaceae)” (DZUP).

Neomuscina currani

1♀, “Dept Zool / UF-Paraná | Chap. Guimarães – MT / 01.XII.1983 / Exc. Dept. Zool. - UFPR / (Polonoroeste)” (DZUP), 1♂ e 1♀, idem, 02.XII.1983(DZUP), 1♂ idem, 03.XII.1983 (DZUP).

Neomuscina sanespra Snyder, 1949

2♂ “Brasil, PR / Antonina / Reserva Biol. Sapitundava / 21.III.1988 / Lev. Ent. PROFAUPAR / MALAISE” (DZUP); 2♂ “Colombo – PR / EMBRAPA Br 476 Km 20 / Brasil 16.II.1987 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP), 2♂ “P. Grossa (V. Velha) PR / Reserva IAPAR Br 376 / Brasil 19.I.1987 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP), 1♀, idem, 17.XI.1986 (DZUP); 1♂ “São José dos Pinhais – PR / Ser. Mar Br 277 Km 54 / Brasil 13.XII.1986 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP); 2♂ “Jundiá do Sul – PR / Fazenda Monte Verde / Brasil 17.XI.1986 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP); 1♂ “Dept Zool / UF-Paraná Cáceres, MT / 01.XII.1984 / C. Elias leg / (POLONOROESTE)” (DZUP); 2♂ “Brasil RS, / Morro Redondo / 314022 S 523530W / 30.V.2003 – Malaise / R.F. Krueger leg.” (DZUP).

Neomuscina zosteris (Shannon & Del Ponte)

1♂ “COLOMBO – PR / EMBRAPA Br 476 Km 20 / Brasil 29.IX.1986 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP), 1♂ e 1♀, idem, 06.VII.1987 (DZUP), 3♂, idem, 27.VII.1987 (DZUP), 1♀, idem 1.IX.1986 (DZUP), 1♀, idem 8.IX.1986 (DZUP), 1♂ idem, 29.VI.2009 (DZUP); 1♀ “P. GROSSA (V. VELHA) PR / Reserva IAPAR Br 376 / Brasil 19.I.1987 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP); 1♀ “Brasil, RS / Arroio Grande / Distrito Mauá / 27.VI.2003 – Malaise / P.B. Ribeiro *leg.*” (DZUP); 1♀ “Dept Zool / UF-Paraná Chap. Guimarães – MT / 01.XII.1983 / Exc. Dept. Zool. - UFPR / (Polonoroeste)” (DZUP).

Ochromusca trifaria (Bigot)

1♂ e 1♀ “Bred in dd. snail / ZAMBIA Lusaka / R.A. Beaver / 17-18.II.79” (DZUP).

Philornis aitkeni Dodge 1963

1♀ “12km norte Lençóis / Bahia, 600m / 11-13.III.99 / O. Mielke *leg.*” (DZUP), 1♂ “Ouro Preto / d’Oeste RO. / 29.7.1987 / C. Elias, *leg* | Projeto / Polonoroeste” (DZUP), 1♀ “Brasil: Roraima / Rio Uraricoera / Ilha de Maracá |19-24.VII.1987 / J.A. Rafael / L.S. Aquino | Armadilha suspensa” (DZUP), 1♀ “Ilha Maracá Rio Uraricoera / Roraima BRASIL / 02-13.V.1987 / Rafael, Brasil, Aquino *leg.* / SHANNON – FRUTAS” (DZUP), 1♂ “Mexico, Chiapas / Yerba Buena, / 2.VII.68, 5400’ | M. W. McFadden / 2.VI.1968” (DZUP).

Philornis downsi Dodge & Aitken 1968

1♂ e 4♀ “BRASIL PR / CURITIBA / X.2000 / Hosp. João-de-Barro / J.J. Roper, *leg.*” (DZUP), 1♀ “BRASIL Amazonas / S. Gabriel Cachoeira / Morro 6 Lagos / 28.IX-6.X.1990 | 800m / Arm Malaise / J.A. Rafael / J.A. Vidal” (DZUP).

Philornis fumicosta Dodge 1968

1♂ e 1♀ , “Dept Zool / UF-Paraná | Chap. Guimarães – MT / 02.XII.1983 / Exc. Dept. Zool. - UFPR / (Polonoroeste)” (DZUP).

Pseudoptilolepis chrysell

1 ♀ “COLOMBO – PR / EMBRAPA Br 476 Km 20 / Brasil 04.VII.1986 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise | Paratype” (DZUP), 1♂ “Curitiba – PR / Cidade – cebola / 7.II.82 / C.B. Jesus col. | Paratype” (DZUP), 1 ♀, idem, 22/XI/81 (DZUP), 1♂ “GUARAPUAVA - PARANÁ / Est. Águas Sta. Clara / Brasil 06.X.1986 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP), 1♂, idem, 13.VII.1987 (DZUP), 1♀, idem, 25.VII.1986 (DZUP), 1♀ “P. GROSSA (V. VELHA) PR / Reserva IAPAR Br 376 / Brasil 11.VIII.1986 / Lev. Ent. PROFAUPAR / Malaise” (DZUP), 1♀ “Serra do Japi /

Jundiaí – São Paulo – BR / 03.III.1999 / A. X. Linhares col. | Paratype” (DZUP), 1♀
“Poá. S.P. / 26.11.63 / Rebello col. | Paratype” (DZUP).

Pseudoptilolepis elbida

1♂ “PARAGUAY: Depto. Canindeyú: / Reserva Natural del / Bosque Mbaracayú: Jejui-mi / MALAISE 3. Bosque bajo inundado. Colr. A.C.F. Costa 6-10.VII.1996” (DZUP), 1♀ “PARAGUAY: Depto. Canindeyú: / Reserva Natural del / Bosque Mbaracayú: Jejui-mi / MALAISE 1. Pastizal con suel saturado. Colr. A.C.F. Costa 11-17.IV.1996” (DZUP), 1♂ e 1♀, idem, 25-30.III.1996 (DZUP), 1♀, idem, 31.III – 10.IV.1996 (DZUP).

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)