

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**“Biogeografia cladística aplicada à evolução biogeográfica dos
Tabanomorpha (Diptera, Brachycera)”**

Charles Morphy Dias dos Santos

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

RIBEIRÃO PRETO - SP

2008

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**“Biogeografia cladística aplicada à evolução biogeográfica dos
Tabanomorpha (Diptera, Brachycera)”**

Charles Morphy Dias dos Santos

Orientador: Dr. Dalton Souza Amorim

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

RIBEIRÃO PRETO - SP

2008

aos meus pais

*“O tempo presente e o tempo passado
estão ambos talvez presentes no tempo futuro
e o tempo futuro contido no tempo passado.
Se todo tempo é eternamente presente
todo tempo é irredimível.
O que poderia ter sido é uma abstração
que permanece, perpétua possibilidade
neste mundo apenas de especulação.
O que poderia ter sido e o que foi
convergem para um só fim, que é sempre presente.”*

(trecho do primeiro dos Quatro Quartetos, Burt Norton, de T.S.Eliot)

SUMÁRIO

| | |
|---|------------|
| RESUMO | iv |
| ABSTRACT..... | v |
| AGRADECIMENTOS | vi |
| 1. INTRODUÇÃO | 1 |
| UM POUCO DA HISTÓRIA DA BIOGEOGRAFIA | 1 |
| FUNDAMENTOS DE BIOGEOGRAFIA CLADÍSTICA..... | 2 |
| INFRAORDEM TABANOMORPHA | 6 |
| 2. OBJETIVOS..... | 11 |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS..... | 12 |
| ESCOLHA DOS TÁXONS TERMINAIS | 12 |
| PREPARAÇÃO DOS ESPÉCIMES E ESCOLHA DOS CARACTERES | 13 |
| MÉTODOS ANALÍTICOS..... | 13 |
| <i>Estudo filogenético.....</i> | <i>13</i> |
| <i>Estudo biogeográfico</i> | <i>15</i> |
| 4. ANÁLISE FILOGENÉTICA DA INFRAORDEM TABANOMORPHA..... | 17 |
| CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS | 17 |
| LISTA DE CARACTERES | 19 |
| REDEFINIÇÃO DA INFRAORDEM TABANOMORPHA <i>SENSU STRICTO</i> | 36 |
| “XYLOPHAGOMORPHA” COMO GRUPO PARAFILÉTICO..... | 37 |
| MANUTENÇÃO DO STATUS DE INFRAORDEM PARA VERMILEONOMORPHA..... | 39 |
| REDEFINIÇÃO DE RHAGIONIDAE, INCLUINDO OS “SPANIIDAE” | 40 |
| <i>PELECORHYNCHUS</i> COMO GÊNERO DE RHAGIONIDAE..... | 41 |
| SUPORTE PARA O CLADO ATHERICIDAE + TABANIDAE | 42 |
| 5. MÉTODOS BIOGEOGRÁFICOS UTILIZANDO FILOGENIAS..... | 44 |
| ANÁLISE DE PARCIMÔNIA DE ENDEMICIDADE (PAE) | 44 |
| SOBRE CLADOS BASAIS E ÁREAS ANCESTRAIS..... | 46 |
| SOBRE A NECESSIDADE DE FILOGENIAS PARA A BIOGEOGRAFIA..... | 49 |
| UMA VISÃO CRÍTICA DA BIOGEOGRAFIA CLADÍSTICA: <i>ASSUMPTIONS</i> | 53 |
| <i>Um exemplo hipotético.....</i> | <i>55</i> |
| <i>Recuperando padrões históricos.....</i> | <i>56</i> |
| <i>Análise de componentes e BPA</i> | <i>57</i> |
| <i>A2, com reservas</i> | <i>58</i> |
| 6. EM DIREÇÃO A UMA BIOGEOGRAFIA CLADÍSTICA DOS TABANOMORPHA | 60 |
| FAMÍLIA RHAGIONIDAE | 61 |
| FAMÍLIA ATHERICIDAE..... | 62 |
| FAMÍLIA AUSTRILEPTIDAE | 63 |
| FAMÍLIA OROLEPTIDAE..... | 63 |
| FAMÍLIA TABANIDAE..... | 63 |
| BIOGEOGRAFIA CLADÍSTICA | 64 |
| AS ANÁLISES BIOGEOGRÁFICAS | 65 |
| CLADOGRAMAS DE ÁREA..... | 67 |
| SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DOS TABANOMORPHA | 70 |
| 7. CONCLUSÕES | 77 |
| SOBRE OS TABANOMORPHA..... | 77 |
| SOBRE MÉTODOS EM BIOGEOGRAFIA | 78 |
| 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 81 |
| ANEXOS | 92 |
| FIGURAS..... | 109 |
| APÊNDICE | 200 |

RESUMO

A biogeografia histórica estuda a distribuição dos táxons visando estabelecer as relações entre as áreas e como elas teriam se originado. A biogeografia cladística funde o método filogenético de Hennig com a panbiogeografia de Croizat. Ela enfatiza a procura por padrões de distribuição congruentes na história filogenética dos táxons. Hipóteses baseadas em vicariância são testadas através de análises com diferentes grupos taxonômicos e pela comparação dos resultados com cenários geológicos. Para tanto, há um conjunto de métodos propostos, mas nenhum consenso sobre a eficiência de cada um. Neste trabalho, o grupo taxonômico alvo é a infraordem Tabanomorpha (Diptera, Brachycera), que tradicionalmente inclui as famílias Rhagionidae, Athericidae, Tabanidae, Vermileonidae e Oreoleptidae. O posicionamento de *Pelecorhynchus* Macquart e *Austroleptis* Hardy entre os Tabanomorpha é controverso, assim como o *status* dos Vermileonidae e dos Xylophagomorpha. Aqui, são analisados criticamente alguns dos principais métodos biogeográficos que utilizam filogenias em um estudo da evolução biogeográfica dos Tabanomorpha. Isso implica na realização de uma análise filogenética dos Tabanomorpha e no uso dessa base de dados em uma análise biogeográfica. Para a análise filogenética, foram levantados 82 caracteres morfológicos de indivíduos adultos em uma amostragem de 71 táxons terminais de Tabanomorpha. A definição de Tabanomorpha *sensu stricto* proposta combina classificações filogenéticas e tradicionais, não-filogenéticas. Ela exclui a família Vermileonidae e os gêneros antes posicionados entre os “Xylophagomorpha”. Em Tabanomorpha *s.s.* estão posicionadas as famílias Austroleptidae, Rhagionidae, Oreoleptidae, Athericidae e Tabanidae. A partir dessa filogenia, foram feitas análises de sub-árvores livres de paralogia, BPAs e análises de componentes. Sugere-se uma origem pangéica para os Tabanomorpha, com uma posterior radiação após a quebra da Pangea em Laurásia e Gondwana, no Jurássico, *ca.* 165–150 milhões de anos atrás. No entanto, a evolução biogeográfica da infraordem não está completamente compreendida. O problema deve ser encarado em uma perspectiva filogenética uma vez que filogenias são poderosas ferramentas para a extração da informação biogeográfica. No que tange aos métodos de reconstrução biogeográfica, a congruência é a melhor maneira de se escolher um cladograma geral de áreas. Ela deve ser buscada entre os vários cladogramas de áreas resultantes das análises e com reconstruções do cenário geológico. Pode-se também avaliar diretamente cada método, examinando suas premissas. O pressuposto 2 (A2) permanece como o procedimento mais adequado para se lidar com dispersão, extinção e falha na vicariância em conjuntos de dados complexos. Discussões metodológicas indicam caminhos que devem ser evitados e apontam para novos começos. A despeito da grande quantidade de métodos, a biogeografia cladística é viável para a análise e comparação de padrões bióticos com hipóteses derivadas de fontes independentes de dados, tornando possível reconstruir as conexões entre áreas como relações hierárquicas.

ABSTRACT

Historical biogeography studies the distribution of taxa in order to depict area relationships and their origins. Cladistic biogeography unites Hennig's phylogenetic method and Croizat's panbiogeography. It emphasizes the search for congruent patterns of distribution in the phylogenetic history of taxa. Hypotheses based on vicariance are tested through analyses with different taxonomic groups and by comparing the results with geological scenarios. For this purpose, there is a large set of proposed methods, but no consensus about their effectiveness. In the present study, the taxonomic group under inquiry is the infraorder Tabanomorpha (Diptera, Brachycera), which traditionally includes the families Rhagionidae, Athericidae, Tabanidae, Vermileonidae, and Oreoleptidae. The position of *Pelecorhynchus* Macquart and *Austroleptis* Hardy is controversial, as well as the status of Vermileonidae and Xylophagomorpha. Herein, some of the commonly used biogeographical methods based on phylogenies are critically analyzed in a study of the biogeographical evolution of Tabanomorpha. This demands a phylogenetic analysis of Tabanomorpha, followed by a biogeographical analysis. The phylogenetic analysis was performed with 82 morphological characters of adults in a taxonomic sampling of 71 terminal taxa. The proposed definition of Tabanomorpha *sensu stricto* combines phylogenetic and traditional non-phylogenetic classifications. It excludes the family Vermileonidae and the genera previously positioned among the "Xylophagomorpha". In Tabanomorpha *s.s.* are included the families Austroleptidae, Rhagionidae, Oreoleptidae, Athericidae and Tabanidae. Based on this phylogeny, paralogy free-subtrees analyses, BPAs, and component analyses were performed. A pangeic origin for the Tabanomorpha is suggested, with a subsequent radiation after the break-up of Pangea in Laurasia and Gondwana during Jurassic, *ca.* 165–150 millions years ago. Nevertheless, the biogeographical evolution of the infraorder is not completely comprehended. The problem should be faced upon a phylogenetic perspective since phylogenies are powerful tools to extract biogeographical information. Regarding methods of biogeographical reconstruction, congruence is the best form of choosing between general area cladograms. It should be searched among the resultant area cladograms and with geological scenario reconstructions. Each method can be evaluated directly through the exam of its premises. Assumption 2 (A2) remains the most adequate procedure for dealing with dispersal, extinction and fails in vicariance in complex data sets. Methodological discussions points to *cul-de-sacs* and new beginnings. Despite the great plethora of methods, cladistic biogeography is feasible for analyzing and comparing biotic patterns so as to compare them to independent sources of data, which makes possible to reconstruct area relationships as hierarchical relations.

AGRADECIMENTOS

Agradeço sinceramente à minha mãe, por nunca medir esforços quanto à educação de seus filhos, mesmo contra todos os piores prognósticos, e ao meu pai, que sempre a ajudou nesse intento. Agradeço também à Patrícia Kiss, pela compreensão, pelo companheirismo, pelos olhos brilhantes e pelo amor incondicional.

Durante os anos de execução desse projeto, muitas pessoas foram essenciais. Dentre elas, agradeço especialmente ao prof. Dr. Dalton Amorim, pela orientação, pelas oportunidades e pelo exemplo. Ao Dr. Malte Ebach, agradeço a ajuda com os métodos de biogeografia cladística e pela leitura sempre atenta dos manuscritos que a ele enviei. Ao Dr. Juan Morrone e Dr. Max Langer, sou grato pelas dicas em alguns trabalhos e pelas críticas em outros. Sou grato a Nathanael Cao por disponibilizar seu pacote para análises de sub-árvores livres de paralogia e pela ajuda no manuseio do software. O prof. Dr. Brian Stuckenberg auxiliou-me em vários momentos dessa tese, especialmente no delineamento dos seus objetivos principais e no envio de literatura, e a ele sou grato. Ao prof. Dr. Carlos Lamas, agradeço pelo empréstimo do material do MZ-SP e pela sempre agradável recepção quando das minhas visitas ao museu. Agradeço também aos pareceristas anônimos dos meus trabalhos publicados (e também daqueles recusados), que foram fundamentais para algumas das conclusões apresentadas nas próximas páginas.

Esse trabalho não seria possível sem a dedicação e o esforço da técnica Maria Isabel P. A. Balbi, a quem qualquer agradecimento seria insuficiente perante a sua importância para o laboratório de Diptera da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto.

Agradeço também aos companheiros de laboratório: Danilo C. Ament, Emanuelle C. Corrêa, Guilherme C. Ribeiro, Paula R. Riccardi, Rafaela L. Falaschi, Renato Capellari e Sarah S. de Oliveira, pelo convívio, amizade e troca de experiências.

Sou grato, finalmente, à Pós-Graduação em Entomologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, por toda a estrutura disponibilizada. Esse projeto foi financiado por uma bolsa da CAPES.

Introdução

Um pouco da história da biogeografia

Sob o prisma do processo evolutivo, o estudo da diversidade biológica equivale ao estudo da história da vida no tempo e no espaço (Croizat, 1958, 1964; Nelson & Platnick, 1981; Morrone & Crisci, 1995). A reconstrução da história orgânica baseia-se no reconhecimento de similaridades entre os organismos, nos padrões de distribuição desses organismos no espaço e na sua história ao longo do tempo. O surgimento e a evolução da biodiversidade são fenômenos tridimensionais, envolvendo de forma indissociável forma, espaço e tempo, como preconizado por León Croizat (1958, 1964). A biogeografia, desse modo, é a área da Biologia Comparada responsável pela reconstrução da história da evolução da distribuição espacial dos organismos.

A biogeografia histórica estuda a distribuição dos táxons em diferentes regiões geográficas visando estabelecer as relações entre essas áreas e como elas teriam se originado (Platnick & Nelson, 1978). A maior parte dos táxons filogeneticamente relacionados apresenta padrões disjuntos de distribuição que resultam de processos evolutivos por dispersão ou vicariância. No primeiro desses dois processos, o ancestral comum mais recente originalmente ocorria em apenas uma das áreas hoje ocupadas, dispersando depois para outra ou outras áreas – ultrapassando barreiras pré-existentes – nas quais descendentes sobreviveram. Nas áreas ocupadas, ocorrem processos graduais de diferenciação, entre eles de isolamento pré ou pós-zigóticos, o que eventualmente resulta na formação de dois táxons reprodutivamente isolados. Nesse caso, as barreiras são mais antigas que as populações atualmente disjuntas. Nos eventos de vicariância, por outro lado, a população ancestral ocupava, em alguma extensão, a somatória das áreas atualmente ocupadas por seus descendentes, e é dividida em populações menores devido ao surgimento de barreiras que causam o isolamento entre subpopulações. O surgimento da barreira é a causa da disjunção observada e corresponde a um evento que afeta toda ou a maior parte da biota. Nesse caso, a barreira é da mesma idade dos grupos disjuntos.

Explicações dispersionistas, dentro de um paradigma evolutivo ou pré-evolutivo, dominaram a biogeografia por séculos, fundamentadas na aceitação estrita do conceito geológico de estabilidade da Terra e na idéia de centro de origem e de dispersão (Darwin, 1859; Wallace, 1876; Matthew, 1915; Simpson, 1953, 1965; Nelson & Ladiges, 2003; Santos, 2007a). O panorama biogeográfico só viria a mudar com os trabalhos de León Croizat, a partir da metade do século XX. Croizat procurou fundir as perspectivas de um processo de fragmentação de espécies ancestrais com a idéia de uma

Terra geologicamente dinâmica, proveniente da teoria da deriva continental de Alfred Wegener (1924). Ele fundou ainda um novo método biogeográfico, denominado panbiogeografia. Em síntese, a partir da panbiogeografia, torna-se dominante a idéia de que a terra e os organismos evoluem conjuntamente. Fundamental para essa revolução no pensamento biogeográfico é o conceito de vicariância, que permitiu o desenvolvimento de métodos que não estabelecem *a priori* quais são os eventos causadores das distribuições disjuntas observadas, mas que, a partir de dados de distribuição geográfica e de relações de parentesco entre táxons, justamente inferem as hipóteses sobre as causas das disjunções (Amorim, 1991). A história de fragmentação das áreas ou biotas nas quais ocorrem as espécies, originadas através de eventos de vicariância, reflete-se na própria história de fragmentação de suas espécies ancestrais até chegar às espécies atuais (van Veller *et al.*, 2002).

A biogeografia cladística ou vicariante surgiu da confluência do método de análise filogenética proposto por Hennig (1950, 1965, 1966) e da Panbiogeografia de Croizat (1958, 1964), pouco depois da proposição do modelo moderno das placas tectônicas a partir da teoria da deriva continental (Riddle, 2005). A biogeografia cladística enfatiza a procura por padrões de distribuição congruentes na história filogenética dos táxons estudados (Rosen, 1978; Nelson & Platnick, 1981). Enquanto a Panbiogeografia volta-se para a detecção de continuidades entre elementos hoje disjuntos, a biogeografia cladística, até por conta das características do método filogenético, enfatiza a seqüência de eventos de fragmentação. O componente espacial da diversidade corresponde a padrões repetidos de distribuição disjunta (vicariância). Nesse ínterim, a biogeografia histórica passou a ter como objetivo fundamental reconstruir a seqüência de eventos, em uma Terra dinâmica, que teria resultado no isolamento de grupos de espécies ancestrais, e em subseqüentes eventos de especiação e diversificação biótica.

Fundamentos de biogeografia cladística

A pergunta essencial da biogeografia cladística é: “Por que os táxons estão distribuídos onde eles estão atualmente?” (Platnick & Nelson, 1978, p. 1). De maneira geral, duas são as respostas possíveis: (1) os táxons apenas continuam na área onde estavam, ou em uma área equivalente do passado; ou (2) os táxons existiam em outro lugar e se dispersaram para alcançar essas áreas atuais. No primeiro conjunto de casos, subentende-se que o espaço e os organismos modificam-se conjuntamente. Como fica claro, o segundo conjunto de hipóteses relaciona-se intimamente com eventos de dispersão, seja ela fortuita ou direcional.

A diferença principal nas implicações em se aceitar hipóteses de vicariância e dispersão para explicar uma determinada disjunção reside na relação entre a idade dos táxons e a idade das barreiras que os limitam. A vicariância prediz que os táxons em duas (ou mais áreas) e as barreiras entre eles têm a mesma idade. O ancestral das espécies atuais é mais velho que a barreira que divide o grupo atualmente. Os eventos de separação entre as áreas têm as mesmas idades que as respectivas

cladogêneses. A congruência entre distribuições disjuntas por vicariância depende da frequência com que fatores comuns afetaram a evolução e a distribuição de dois ou mais grupos de organismos. Em contrapartida, a hipótese de dispersão sempre prediz que a barreira precede o aparecimento de determinados táxons disjuntos. Essas hipóteses não são fáceis de ser testadas porque são propostas separadamente para cada grupo de organismos. Ou seja, como são eventos únicos, não há como demonstrar sua universalidade. Para alguns, teorias dispersalistas são “a ciência do raro, do misterioso e do miraculoso” (Nelson, 1978) e, como tal, não podem ser consideradas hipóteses estritamente científicas (Popper, 1959; Calor & Santos, 2004). Narrativas dispersalistas não tratam de padrões gerais, concentrando-se em eventos individuais improváveis para explicar porque táxons diferentes ocupam diferentes áreas. Hipóteses biogeográficas baseadas somente em dispersão desrespeitam o critério de cientificidade popperiano e apelam para explicações individuais *ad hoc*.

A aceitação pela comunidade do papel da deriva continental (Wegener, 1924) para explicar distribuições geográficas intercontinentais dos organismos levantou consigo a questão de como corroborar hipóteses de vicariância na biogeografia. Em quase todos os ambientes da Terra existem muitos grupos animais e vegetais simpátricos. Grandes eventos de vicariância devem ter afetado, simultaneamente, muitos desses grupos. Assim, a biogeografia como área de conhecimento necessita da análise conjunta de vários grupos monofiléticos que ocupam as mesmas áreas. Como dizem Llorente *et al.* (1996, p. 115), a “elegância suprema da teoria da vicariância está no fato de que a história da Terra se encontra escrita nos cromossomos dos seres vivos”.

Hipóteses baseadas em vicariância podem ser corroboradas de duas formas: (1) análises adicionais, com outros grupos que ocupem as mesmas áreas; e (2) através da comparação dos resultados obtidos com hipóteses geológicas. Mesmo partindo da premissa de que eventos de vicariância de grande monta não se restringem a um grupo, mas permeiam uma certa quantidade de populações, muitas vezes compostas por espécies apenas distantemente relacionadas, sabe-se que a comparação entre diferentes hipóteses biogeográficas é uma tarefa difícil e com profundas implicações metodológicas.

Hipóteses biogeográficas oriundas de grupos taxonômicos distintos nem sempre são congruentes. Incongruências encontradas entre os padrões de grupos diferentes podem ter várias explicações. Outros grupos de organismos podem exibir padrões mais antigos ou mais recentes que os do grupo de estudo ou podem mostrar informação redundante devido à extinção em uma área ou a relações filogenéticas não (ou mal) resolvidas. Variações nos padrões obtidos, dessa forma, levam a erros na interpretação das relações entre as áreas e, conseqüentemente, nas reconstruções biogeográficas.

A biogeografia cladística compreende um conjunto de métodos de biogeográfica histórica utilizados para a obtenção de padrões de relações entre áreas. O primeiro passo de uma análise biogeográfica cladística é a obtenção de cladogramas de áreas, através da substituição dos táxons terminais em um cladograma taxonômico pelas suas áreas de ocorrência (Rosen, 1978; Nelson &

Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1999). Se, em diferentes análises para diferentes grupos taxonômicos, cada táxon estiver presente em uma única área e se a cada área corresponder um único táxon, a substituição produzirá cladogramas de táxon-área completamente resolvidos. Esses, quando analisados conjuntamente, podem resultar em um cladograma geral de área explicado apenas por vicariância (Morrone & Carpenter, 1994; Enghoff, 1996). Se forem encontrados táxons com distribuição ampla e/ou simpátricos, a substituição dos táxons por áreas resultará em cladogramas com áreas iguais em diferentes nós terminais (devido aos táxons simpátricos) ou mais de uma área no mesmo nó terminal (devido a táxons com distribuição ampla). Nesses casos, são necessárias ferramentas adicionais a fim de resolver as incongruências e produzir cladogramas gerais de área (Morrone & Crisci, 1995; Nelson & Platnick, 1981; Ebach, 2001; Santos, 2007b).

Em uma segunda etapa, a obtenção dos cladogramas gerais de área dá-se através da aplicação de diferentes métodos de análises. Crisci (2001) lista treze técnicas diferentes utilizadas para a derivação de cladogramas gerais de área: cladogramas reduzidos de área (Rosen, 1978); mapa de espécies ancestral (Wiley, 1980); biogeografia filogenética quantitativa (Mickevich, 1981); análise de componentes (CA: Nelson & Platnick, 1981); análise de parcimônia de Brooks (BPA: Brooks, 1990; Wiley, 1987, 1988a, 1988b; Brooks *et al.*, 2001); análise de compatibilidade de componentes (CCA: Zandee & Roos, 1987); quantificação da análise de componentes (Humphries *et al.*, 1988); *three-area statements* (TAS: Nelson & Ladiges, 1991a, 1991b, 1992); árvores reconciliadas (Page, 1994); método integrado (Morrone & Crisci, 1995); WISARD (Enghoff, 1996); sub-árvores livres de paralogia (PFS: Nelson & Ladiges, 1996, 2003); método baseado em eventos de vicariância (Hovenkamp, 1997); e *Parsimony Analysis of Endemicity* (PAE ou Análise de Parcimônia de Endemicidade) (Rosen, 1988). Recentemente, outros métodos foram propostos, como o CADE (*Cladistic analysis of distributions and endemism*) (Porzecanski & Cracraft, 2005), o PACT (*Phylogenetic Analysis for Comparing Trees*) (Wojcicki & Brooks, 2004, 2005) e o método transparente (Ebach *et al.*, 2005). Alguns desses procedimentos não têm uma definição formal, *e.g.*, o método integrado e o método baseado em eventos de vicariância, mas constituem abordagens possíveis para a reconstrução biogeográfica, apesar de ainda não terem sido testados exhaustivamente.

Em análises biogeográficas, uma das maneiras de se lidar com os problemas de redundância, táxons ausentes em determinadas áreas (*missing areas*) e informação ambígua é a aplicação dos pressupostos (tradução livre do inglês *assumptions*). Há três tipos de pressupostos, A0 (que admite apenas a ocorrência de vicariância) (Zandee & Roos, 1987), A1 (vicariância + extinção) e A2 (vicariância + extinção + dispersão) (Nelson & Platnick, 1981). A utilização dessas ferramentas metodológicas tem por meta a extração de sinais biogeográficos ou de padrões comuns mesmo quando dois ou mais cladogramas de áreas são em algum grau conflitantes.

Sob A0, táxons com distribuição ampla transformam-se em “sinapomorfias” das áreas por eles habitadas e essas áreas são consideradas “áreas-irmãs”. Sob A1, as relações entre as áreas podem ser mono ou parafiléticas em relação aos táxons de ampla distribuição que as habitam. Sob A2, cada

ocorrência é tratada separadamente e pode “flutuar” nos cladogramas de área resolvidos. As áreas ausentes (*missing areas*) são consideradas não-informativas sob A1 e A2 e primitivamente ausentes sob A0. Em relação às distribuições redundantes (paralogias), sob A0 e A1 considera-se que, se dois táxons estão presentes na mesma área, ambas as ocorrências são válidas, enquanto que, sob A2, cada ocorrência de distribuição redundante é considerada separadamente, *i.e.*, em diferentes cladogramas de áreas resolvidos. Pela maior amplitude de resultados e interpretações possíveis, tem sido dada preferência à A2 nas análises de componentes (Nelson & Platnick, 1981; Nelson, 1984; Humphries, 1989; Morrone & Carpenter, 1994; Santos, 2007b), mas algumas críticas à sua aplicação foram feitas, dentre as quais a de Ebach *et al.* (2005) é a mais incisiva.

A2 trabalha a partir do princípio de que o que quer que seja válido para o táxon 1 na área A em termos de suas relações com os táxons 2 e 3 nas áreas A, B e C, não é necessariamente válido para o táxon 1 na área C (Figura 1). Para as áreas ausentes, A2 posiciona essas presumidas áreas em cada um dos nós internos e externos do áreograma. Uma vez que todos os cenários possíveis são criados (e eles podem ser muitos, dependendo da complexidade dos dados e das hipóteses iniciais de relações entre as áreas), aquele mais provável é escolhido *estatisticamente*, segundo a quantidade de sobreposições. Dessa forma, avaliam Ebach *et al.* (2005), o padrão geral é *predito* e não *descoberto*, o que implica, necessariamente, que o resultado da análise biogeográfica depende do modelo escolhido. Para eles, isso faz da aplicação de A2 um procedimento obscuro.

Os métodos biogeográficos cladísticos foram divididos por van Veller *et al.* (2000) em métodos *a posteriori* (como CCA e BPA), que pretensamente impedem a distorção das relações de grupos-irmãos descritas nas árvores filogenéticas (cladogramas de táxons), e métodos *a priori* (como CA, PFS e TAS), que permitem a adição e subtração de táxons durante o processo de derivação dos cladogramas de área, alterando, portanto, as relações de grupos-irmãos descritas nos cladogramas de táxons. A divisão em métodos *a priori* e *a posteriori* é, entretanto, questionável (Ebach & Humphries, 2003; Ebach *et al.*, 2003). Métodos como BPA (primário ou secundário, ver Brooks *et al.* 2001), apesar de considerados *a posteriori* por van Veller *et al.* (2000) e, dessa forma, estarem entre aqueles que não distorceriam as relações taxonômicas quando da obtenção dos cladogramas de áreas, acabam por *gerar* resultados que não têm correspondência com a história biogeográfica das áreas sob escrutínio (Santos, 2007b, e discussões aqui em capítulos seguintes). O PAE também usa algoritmos filogenéticos na tentativa de classificar áreas a partir de seus táxons compartilhados (Rosen, 1988; Nihei, 2006), mas não é um método histórico (Brooks & van Veller, 2003; Santos, 2005b).

Um novo algoritmo, PACT, foi desenvolvido por Wojcicki & Brooks (2004, 2005), mas foi testado em poucos problemas biogeográficos reais. Porzecanski & Cracraft (2005) propuseram o CADE na tentativa de utilizar dados de distribuição e informação taxonômica em uma análise cladística de distribuições e endemismo. O método foi utilizado inicialmente para estudar a distribuição de aves em regiões áridas da América do Sul, mas, segundo os próprios autores, a sua

abordagem não substitui estudos filogenéticos comparativos. O método transparente (Ebach *et al.* 2005), desenvolvido no contexto de uma crítica à aplicação de A2 em estudos biogeográficos, trata todos os cladogramas de áreas (ou áreagramas) como pontos individuais que devem fazer parte de um padrão comum, chamado áreagrama geral. Os áreagramas que contém áreas múltiplas em um único ramo terminal (*masts*, do inglês *multiple areas on a single terminal branch*) são considerados em termos de suas relações proximais. Para tanto, os *masts* são tratados individualmente, de maneira que cada área é representada como um terminal. Segundo Ebach *et al.* (2005), o método transparente – complementado pela análise de subárvores –, é diretamente derivado do padrão de relações entre as áreas, obtido a partir de filogenias. A fusão desses dois métodos pode capturar quais relações informativas entre áreas realmente existem nos áreagramas considerados, sem tratar dados errôneos ou ausentes como informativos ou mesmo especulativos quanto relações que podem estar “escondidas” sob ambigüidades e distribuições redundantes. A premissa de Ebach *et al.* (2005) é interessante, uma vez que a presença de *masts* e de paralogias são as principais fontes de ruídos nos estudos biogeográficos, bem como as áreas faltantes. É preciso, entretanto, um aprofundamento comparativo entre esse procedimento e a aplicação de A2 para diversos grupos taxonômicos, uma vez que tal comparação, até o presente momento, resume-se a exemplos hipotéticos.

Ainda não há consenso sobre a eficiência dos métodos de análise biogeográfica (Morrone & Crisci, 1995; Crisci, 2001). Uma das alternativas pode ser a adoção de uma perspectiva integrada, utilizando métodos distintos em etapas diferentes da análise. Dessa maneira, a análise biogeográfica incluiria o reconhecimento da homologia espacial, a identificação de áreas de endemismo e a formulação de hipóteses sobre as relações entre elas (Morrone & Crisci, 1995). No entanto, essa é uma solução de compromisso, enquanto não se tem uma base metodológica unificada para analisar o conjunto de situações possíveis em biogeografia. O desenvolvimento de uma nova geração de métodos analíticos sofisticados o suficiente para decifrar as complexidades temporais e espaciais, juntamente com a expansão do conhecimento acerca da geologia e de aspectos ecológicos do planeta, são fundamentais para a integração das várias linhas da biogeografia em um campo coeso de estudo da diversidade biológica (Donoghue & Moore, 2003; Riddle, 2005).

Infraordem Tabanomorpha

O grupo taxonômico alvo das análises biogeográficas do presente trabalho é a infraordem Tabanomorpha (Diptera, Brachycera), que a maioria dos autores admite ser monofilético (Hennig, 1973; Woodley, 1989; Griffiths, 1994; Grimaldi & Cumming, 1999; Mazzarolo & Amorim, 2000; Yeates, 2002; Zloty *et al.*, 2005; Yeates *et al.*, 2007). Tradicionalmente, a infraordem inclui as famílias Rhagionidae, Athericidae, Tabanidae, Vermileonidae e a família Oreoleptidae, descrita recentemente (Zloty *et al.*, 2005). Além dessas famílias, há outras cujo posicionamento entre os Tabanomorpha é controverso. Para alguns autores, (Woodley, 1989; Sinclair *et al.*, 1994; Yeates,

2002; Zloty *et al.*, 2005), o gênero *Pelecorhynchus* Macquart deve ser posicionado em uma família separada dos Rhagionidae (juntamente com *Glutops* Burgess), enquanto outros (Nagatomi, 1982b; Stuckenberg, 2001; Santos, 2006) retêm o gênero entre os ragonídeos. O mesmo problema também se aplica ao gênero *Austroleptis* Hardy, que muitas vezes é considerado como *incertae sedis* entre os Rhagionidae ou recebe o *status* de família (Stuckenberg, 2001). Também não há consenso quanto ao monofiletismo dos Spaniidae (Hibbs, 2002) ou quanto ao posicionamento dos Vermileonidae como uma família de Tabanomorpha ou como uma infraordem separada, Vermileonomorpha (Stuckenberg, 2001, 2002, 2003). A infraordem Xylophagomorpha às vezes também é considerada como um subgrupo de Tabanomorpha (Stuckenberg, 2001), mas o monofiletismo do grupo e de seus componentes ainda não está firmemente estabelecido.

De acordo com a literatura (Woodley, 1989; Sinclair *et al.*, 1994; Yeates, 2002; Zloty *et al.*, 2005, entre outros), três sinapomorfias sustentam o monofiletismo dos Tabanomorpha: cabeça larval retrátil, um conjunto de pequenos feixes (como uma “escova”) acima da antena larval e ao lado do labro, e um clipeo bulboso e convexo. No entanto, esses caracteres não são tão disseminados entre as famílias de Tabanomorpha (e são convergentes com outros grupos de Brachycera), o que faz das relações dessa infraordem com os outros Diptera uma questão ainda em aberto. A falta de sinapomorfias claras para delimitar cada nível da filogenia dos Tabanomorpha, especialmente quanto aos grupos notadamente controversos (Rhagionidae, Pelecorhynchidae, Austroleptidae, Spaniidae, Vermileonidae, e os Xylophagoidea), causa muitas das incertezas remanescentes sobre as relações filogenéticas dentro do grupo.

A família Rhagionidae é de ampla distribuição, com registros para todas as regiões biogeográficas (Nagatomi, 1982a,b; Santos, 2005a, 2006; Santos & Amorim, 2007a). Os Rhagionidae são considerados como um dos grupos mais antigos de Diptera, provavelmente de origem Triássica (Krzeminski & Krzeminska, 2003). A diversificação inicial do grupo parece ter se dado no Jurássico, o que é inferido pela quantidade de registros fósseis do período (Rohdendorf, 1938; Kovalev, 1981; Zhang, 1993; Mostovski, 2000; Zhang *et al.*, 2006). Rhagionidae, incluindo os gêneros de Spaniidae *sensu* Stuckenberg (2001) (ver discussão abaixo), têm 49 gêneros, incluindo fósseis e grupos recentes (ver Tabela 2, na seção Anexos).

Portando uma quantidade relevante de estados plesiomórficos de caracteres – o que cria um problema para a determinação do monofiletismo do grupo –, as relações entre os gêneros de ragonídeos e entre a família e os outros Tabanomorpha ainda são incertas. Já foram incluídos entre os Rhagionidae gêneros agora aceitos como pertencentes a outras famílias de Brachycera. Nagatomi (1982b) reconheceu três subfamílias de Rhagionidae: Rhagioninae, Spaniinae and Austroleptinae. Posteriormente, Stuckenberg (2001) propôs que essas subfamílias deveriam ser consideradas famílias – Rhagionidae *sensu stricto*, Spaniidae e Austroleptidae. Entre os Rhagionidae *s.s.*, Stuckenberg posicionou os gêneros: *Alloleptis* Nagatomi & Saigusa, *Arthroceras* Williston, *Arthroteles* Bezzi, *Atherimorpha* White, *Bolbomyia* Loew, *Chrysopilus* Macquart, *Desmomyia* Brunetti,

Pelecorhynchus, *Rhagina* Malloch, *Rhagio* Fabricius, *Schizella* Bezzi, *Solomomyia* Nagatomi, *Stylospania* Frey, e *Symphoromyia* Frauenfeld. Nos Spaniidae, foram incluídos os gêneros *Spania* Meigen (incluindo *Archicera* Szilády, ver Nagatomi 1982b), *Litoleptis* Chilcott, *Spaniopsis* White, *Spatulina* Szilády e *Ptiolina* Zetterstedt, enquanto em Austroleptidae foi posicionado o gênero *Austroleptis*. *Neorhagio* Lindner não aparece na classificação de Stuckenberg (2001). Os resultados dos estudos feitos por Sinclair (1992), Wiegmann *et al.* (2000), Hibbs (2002) e Yeates (2002) não são totalmente congruentes com a classificação acima (e também diferem entre si), o que mantém aberto o problema das relações entre os ragionídeos.

Stuckenberg (2001) levantou duas sinapomorfias para a sua família Spaniidae: presença de um estilo antenal não-segmentado, relativamente robusto, comprimido lateralmente e articulado no pós-pedicelo (ou primeiro flagelômero, segundo McAlpine, 1981) ou fundido a ele; e a presença de um grande pterostigma, preenchendo o ápice da célula r_1 . Alguns caracteres diagnósticos adicionais para a família também foram propostos: pós-abdômen da fêmea não claramente definido, tergito X da fêmea geralmente ausente, laterotergitos mesotorácicos sem cerdas e ausência de lobos cercais posteroventrais e de órgãos sensoriais no ápice do segundo segmento cercal, ambos na terminália feminina. Entretanto, Santos (2006) observou os lobos laterais e o órgão sensorial em *Spaniopsis* Meigen, o que sugere que os caracteres diagnósticos de Spaniidae precisam ser revisados e que a distribuição presumida das sinapomorfias da família talvez não se mantenha em um exame morfológico mais profundo. Como aponta Hibbs (2002), também não há suporte molecular para o monofiletismo de Spaniidae.

A família Athericidae foi criada por Stuckenberg (1973), incluindo vários gêneros anteriormente associados aos Rhagionidae (ver Tabela 3, nos Anexos). Há poucas dúvidas quanto ao monofiletismo do grupo, frequentemente considerado grupo-irmão dos Tabanidae (Woodley, 1989; Sinclair *et al.*, 1994; Wiegmann *et al.*, 2000; Yeates, 2002; Zloty *et al.*, 2005) com base no compartilhamento de apódemas gonocoxais muito alongados e extensões endofálicas (*endophalictines*) – de origem ainda controversa, muito semelhantes em termos morfológicos aos parâmeros dos Tipulomorpha –, bem como a fusão do esternito IX aos gonocoxitos. Para Sinclair *et al.* (1994), no entanto, esse último caráter tem pouco valor filogenético, uma vez que gonocoxitos fundidos ao esternito IX também estão presentes em vários outros Brachycera, como no gênero *Chrysopilus*, entre os Rhagionidae, e em vários Vermileonidae, Xylophagomorpha, Stratiomyomorpha, Asilidade e Eremoneura. Nesse sentido, a fusão dessas estruturas poderia ser ou uma plesiomorfia em Brachycera, de maneira que sua ausência seria apomórfica, ou um caso de aquisição independente.

Assim como os Spaniidae, a família Austroleptidae também foi proposta por Stuckenberg (2001). O posicionamento de tal família entre os Tabanomorpha ainda não está totalmente esclarecido. Austroleptídeos são moscas pequenas (entre 3.5–5.0 mm), com tórax encurvado, pernas curtas e grandes asas, com machos geralmente mais escuros que as fêmeas.

Oreoleptidae é uma família descrita por Zloty *et al.* (2005) a partir do gênero *Oreolepsis* Zloty, Sinclair & Pritchard. Uma única espécie conhecida para a família, *O. torrenticola* foi coletada na região de Alberta (Canadá). Os oreoleptídeos adultos assemelham-se ao plano-básico dos Tabanomorpha adultos e, de modo geral, são pouco diferenciados dos ragonídeos. Seu estágio larval, entretanto, é bastante distinto do de qualquer outra família de Tabanomorpha, o que levou os autores à criação da nova família.

Dentre os Tabanomorpha, Tabanidae é a família mais diversa em número, incluindo mais de 4300 espécies descritas em *ca.* de 148 gêneros (ver Tabela 4, nos anexos). A família é amplamente distribuída, com alguns gêneros presentes em todas as regiões biogeográficas. O monofiletismo dos Tabanidae é corroborado por análises morfológicas (Sinclair *et al.*, 1994; Yeates, 2002; Zloty *et al.*, 2005) e moleculares (Wiegmann *et al.*, 2000) e sua relação com os Athericidae – com os quais compartilham apódemas gonocoxais e extensões endofálicas bastante alongadas, além da fusão dos gonocoxitos com o esternito IX – também encontra suporte na literatura. Os tabanídeos apresentam uma grande variação morfológica nas suas antenas e terminálias, mas um padrão altamente conservado da venação alar, com as veias R_4 e R_5 divergindo de forma marcante a partir da bifurcação de R_{4+5} – esse caráter é convergente com o que se observa no gênero *Pelecorhynchus*, em Athericidae e em alguns Vermileonidae.

Apenas duas subfamílias de Tabanidae foram reconhecidas por Loew (1860), os Pangoniinae e os Tabaninae. Essa classificação inicial foi substancialmente modificada nos trabalhos de Lutz (1909, 1913), Enderlein (1922, 1925), e Philip (1941). Mais recentemente, Mackerras (1954, 1955) erigiu a subfamília Chrysopsinae, considerando-a mais proximamente relacionada aos Tabaninae do que aos Pangoniinae. Essa classificação vem sendo aceita pela maior parte dos autores desde então (Pechuman & Teskey, 1981), apesar do monofiletismo das subfamílias ainda não ter sido testado com uma análise filogenética apoiada em uma grande amostragem de táxons.

A posição dos Vermileonidae entre os Tabanomorpha (ou como um grupo proximamente relacionado) também não está completamente entendida (Griffiths, 1994; Mazzarolo & Amorim, 2000; Stuckenberg, 2001). O próprio posicionamento dos Vermileonidae em um nível mais abrangente tem sido objeto de especulação, já que algumas dos seus atributos são compartilhados com outros grupos de Brachycera. Caracteres de asas, como a célula anal e a álula pouco pronunciadas, ou o estreitamento das células m_3 e cup junto à margem, sugerem proximidade de Vermileonidae com alguns Asilomorpha. A terminália masculina das espécies da família assemelha-se também à de alguns Therevidae, com algumas características provavelmente convergentes com alguns Bombyliidae e Hilarimorphidae. Na análise feita por Yeates (2002), Vermileonidae é o grupo-irmão de todos os demais Tabanomorpha, e, assim, é incluído nessa infraordem. Stuckenberg (2000b, 2002, 2003) tem feito um importante trabalho sistemático e biogeográfico com os Vermileonidae, mas sem utilizar um procedimento verdadeiramente analítico. Ele reconheceu dois grandes grupos de vermilionídeos: os gêneros de origem Laurásica (*Vermileo* Macquart, *Vermiophis* Yang, *Vermitigris*

Wheeler, e todas as espécies neárticas); e os de origem Afrotropical (*Alhajarmyia* Stuckenberg, *Lampromyia* Macquart, *Leptynoma* Westwood, *Vermilynx* Stuckenberg, *Namaquamyia* Stuckenberg, *Vermipardus* Stuckenberg, e *Isalomyia* Stuckenberg).

No geral, o conhecimento acerca da filogenia e da biogeografia da infraordem Tabanomorpha ainda é escasso. Como citado anteriormente, há na literatura estudos sistemáticos e biogeográficos para alguns dos subgrupos de Tabanomorpha, mas não há trabalhos que incluam uma quantidade considerável de táxons e que possibilitem definir, de forma não ambígua, os limites da infraordem e as relações entre os seus grupos internos. O grande número de espécies descritas e a ampla distribuição de muitas delas, no entanto, dificultam tais esforços, e demandam algum grau de amostragem taxonômica. Não obstante, para a compreensão da biogeografia dos Tabanomorpha, o conhecimento filogenético é essencial e, a partir dele, juntamente com os métodos de biogeografia histórica disponíveis, pode-se reconstruir um quadro generalizado da evolução da distribuição espacial da infraordem.

Objetivos

O objetivo principal deste trabalho é realizar uma análise filogenética abrangente da infraordem Tabanomorpha e aplicar e analisar criticamente os principais métodos biogeográficos que utilizam filogenias (muitos deles reunidos sob o nome de biogeografia cladística ou de vicariância) em um estudo de evolução biogeográfica do grupo. Para isso, serão tomadas como pontos de partida análises puramente metodológicas, discutindo a eficiência dos métodos biogeográficos conflitantes atualmente disponíveis (boa parte dos quais tratados na literatura sem aplicação sobre uma base empírica), e, juntamente com uma análise filogenética, levantar elementos para compreender a história biogeográfica de um grupo de Diptera de ampla distribuição, cujas relações de parentesco e biogeográficas ainda são pouco compreendidas.

Assim, essa tese objetiva: (1) estudar a metodologia da biogeografia histórica, através da análise e comparação das premissas teóricas de alguns dos métodos biogeográficos comumente utilizados; e (2) obter resultados sistemáticos relacionados a aspectos taxonômicos e filogenéticos da infraordem Tabanomorpha, bem como de reconstrução das relações históricas desse grupo no espaço.

Material e Métodos

Escolha dos táxons terminais

Para a análise de um grupo tão amplo quanto Tabanomorpha – e pela questão de escopo dentro de um projeto de doutoramento (considerando que o trabalho não se resume à análise uma filogenética) – foi necessário realizar uma amostragem taxonômica dentro da infraordem na escolha dos táxons terminais. Optou-se por grupos que, de alguma maneira, pudessem ser informativos tanto do ponto de vista filogenético quanto biogeográfico.

A base de dados para a análise aqui realizada contou com uma amostragem de gêneros dentro das famílias tradicionalmente consideradas na infraordem Tabanomorpha: Athericidae, Austroleptidae, Rhagionidae, Oreoleptidae e Tabanidae. A família Vermileonidae, de posicionamento controverso, como citado anteriormente, foi considerada, *a priori*, como grupo-interno à análise. Uma vez que o posicionamento dos Tabanomorpha em relação aos demais Diptera já está consideravelmente estabelecido na literatura (Sinclair *et al.*, 1994; Stuckenberg, 2001; Yeates, 2002; Zloty *et al.*, 2005; Yeates *et al.*, 2007), os grupos-externos foram escolhidos entre famílias de Diptera indicadas como relacionadas aos Tabanomorpha, como as até então agrupadas na infraordem Xylophagomorpha, Coenomyidae, Heterostomidae, Xylophagidae, Rachiceridae, e Exeretoneuridae, e também na infraordem Stratiomyomorpha.

Os espécimes examinados neste estudo pertencem às coleções do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brasil (MZSP), do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Brasil (FFCLRP), do Museu de Zoología “Alfonso L. Herrera”, México (MZFC), e do American Museum of Natural History, EUA (AMNH). A lista completa dos espécimes examinados encontra-se na seção Anexos.

O presente estudo baseou-se na observação direta de espécimes e em informações obtidas da literatura. As descrições comparativas das terminálias masculina e feminina em Brachycera, feitas por Nagatomi (1984) e Nagatomi & Iwata (1976, 1978), constituíram uma grande fonte de informações, bem como os trabalhos descritivos de Stuckenberg sobre os Athericidae e os Vermileonidae (Stuckenberg, 1973, 1995, 1999, 2000a, 2000b, 2001, 2002, 2003). Outras informações extraídas da literatura serão citadas no correr do trabalho.

A matriz completa, com os grupos internos e externos, inclui 71 táxons terminais e está apresentada na Tabela 1 (seção Anexos). As Tabelas 2-5 (nos Anexos) incluem os gêneros de cada família, com o número de espécies em cada região biogeográfica.

Preparação dos espécimes e escolha dos caracteres

Os espécimes analisados foram dissecados, fotografados e ilustrados. Para as fotografias, foi utilizado o sistema “Auto-Montage”, que funciona acoplado tanto ao estereomicroscópio quanto ao microscópio composto. Esse sistema obtém figuras com grande profundidade de campo através de um software que reconstrói a imagem do espécime com foco em diferentes planos, a partir de fotos tiradas de várias camadas. As imagens obtidas com o “Auto-Montage” foram importantes para a obtenção de dados de venação alar, cabeça e alguns caracteres de terminália.

Para o estudo das terminálias masculina e feminina, os espécimes foram dissecados e as terminálias montadas em lâminas não-permanentes com glicerina, após diafanização em KOH. Para cada um dos gêneros observados, foram feitas imagens detalhadas da morfologia da terminália masculina e, na maioria dos casos, também da terminália feminina. A maior parte dessas ilustrações está reproduzida no presente trabalho. Juntamente com as fotografias, as ilustrações foram a base para o estudo comparativo e o levantamento e construção da matriz de caracteres usada na análise filogenética.

O presente estudo baseia-se exclusivamente na análise da morfologia de adultos (imagos) machos e fêmeas. Nesse caso, foi feito um esforço para extrair o máximo possível de informação das variáveis morfológicas disponíveis, algumas vezes partindo de caracteres levantados em análises prévias e, em outras, propondo caracteres pela primeira vez em estudos filogenéticos dos Tabanomorpha. No total, foram levantados 82 caracteres, referentes à morfologia da cabeça (20 caracteres), tórax e asa (33), e abdômen e terminália (29). Essa análise, obviamente, não esgota as possibilidades de codificação de caracteres para análises filogenéticas dentro do grupo. Em uma análise mais ampla, caracteres referentes à anatomia das peças bucais, escleritos torácicos e de morfologia das larvas, são potencialmente utilizáveis.

Métodos Analíticos

- Estudo filogenético

A análise filogenética seguiu o método filogenético proposto por Hennig (1950, 1965, 1966) e por inúmeros avanços e complementos publicados nas décadas que se seguiram, sintetizados por Amorim (1997), Kitching *et al.* (1998), Schuh (2000), e Scotland & Pennigton (2000). Os caracteres foram codificados segundo os diferentes métodos descritos em Scotland & Pennigton (2000).

A polaridade dos caracteres foi determinada com enraizamento através do método de comparação com grupos externos. A matriz de dados foi construída no software NEXUS (Page,

2001). As análises de parcimônia prévias foram feitas no software PAUP 4.0b10 (Swofford, 1998). Devido ao tempo computacional gasto bastante reduzido em relação a outros pacotes de análise, as análises filogenéticas definitivas foram realizadas no programa TNT, versão 1.1 (Goloboff *et al.*, 2003–2007). Em todos os casos, os caracteres foram tratados como não ordenados, não impondo previamente qualquer premissa sobre a possibilidade de transformação entre os estados. As topologias no TNT foram obtidas através de busca heurística (com ambas as opções TBR e SPR de *branch-swapping*) e 500 réplicas para cada análise.

Após uma busca heurística, foi realizada uma pesagem *a posteriori* dos caracteres, seguindo o algoritmo da pesagem implícita (Goloboff, 1993), com valores de *k* variando entre 1 e 6. Análises com valores de *k* mais altos (7, 10, 20, 50, 100) foram feitas com o objetivo de comparar o comportamentos dos valores de ajuste em relação à variação de *k*. As implicações da pesagem implícita no contexto da escolha da topologia com maior conteúdo informativo serão discutidas no Capítulo 4.

As ilustrações dos cladogramas para os diversos valores de *k* foram obtidas em sua versão final com o software WINCLADA (Nixon, 1999). A visualização da distribuição dos caracteres sobre as filogenias foi realizada nos softwares TNT versão 1.1 (Goloboff *et al.*, 2003–2007) e MacClade, versão 4.0 (Maddison & Maddison, 1999). A distribuição dos caracteres e o cladograma final foram preparados no software Adobe Illustrator 10.0.

Um ponto pertinente diz respeito ao possível grau de “confiabilidade” ou ao grau de “corroboração” da hipótese filogenética tomada como a de maior poder explanatório, *i.e.*, a que melhor explica os dados (Farris, 1982, 1983). Esse grau de confiabilidade também pode ser referido com a robustez das hipóteses de monofiletismo – para tal, são calculadas as chamadas medidas (ou valores) de suporte: *bootstrap*, *jackknife*, índice de Bremer etc. Essas medidas não foram calculadas aqui, seguindo a perspectiva de Siddall (2002) e Santos & Falaschi (2007) sobre a pouca utilidade desses valores como teste efetivo da hipótese filogenética considerada. De acordo com Popper (1959), tautologias não têm poder preditivo. Dessa forma, não é possível falsear qualquer hipótese usando a mesma base de dados utilizada para construir a hipótese sob escrutínio. *Bootstrap* e *jackknife*, por exemplo, são procedimentos tautológicos, pois se baseiam na manipulação estatística da matriz de dados com deleções randômicas de caracteres, seguidas de duplicação de outros caracteres (*bootstrap*), ou na deleção aleatória de táxons (*jackknife*). Em ambos os procedimentos, tais pseudo-réplicas são analisadas e resultam em valores de “suporte” ou “confiabilidade” dos clados da topologia. Não obstante, eles não representam de fato a “confiabilidade” dos clados ou a acurácia filogenética, independentemente do quão altos (ou baixos) sejam. Nas palavras de Siddall (2002, p. 83), “[...] a reamostragem pode nos mostrar apenas o quão pobre um árvore poderia ser caso ela fosse baseada em uma amostragem aleatória daqueles dados”. Medidas como *jackknife* e *bootstrap* não correspondem a testes do grau de corroboração das hipóteses filogenéticas obtidas (no sentido popperiano – ver Popper, 1959), mas apenas medidas do comportamento de uma matriz depauperada

em relação aos resultados dessa mesma matriz antes de os dados serem reduzidos. Assim, os únicos valores apresentados aqui, e apenas como descrição da hipótese obtida e não para mostrar qualquer grau de confiabilidade, suporte ou “qualidade” da reconstrução filogenética, são os índices de consistência e de retenção da cada um dos caracteres.

- Estudo biogeográfico

Para as análises biogeográficas, utilizou-se a fundamentação metodológica da biogeografia cladística, que parte de filogenias e busca extrair delas a informação biogeográfica. Após a obtenção de uma filogenia consistente para os Tabanomorpha, os táxons terminais foram substituídos pelos seus locais de ocorrência e aplicados alguns dos métodos biogeográficos correntes na tentativa de se estabelecer as relações entre as áreas nas quais os Tabanomorpha se encontram distribuídos. Os métodos utilizados neste trabalho foram a análise de sub-árvores livres de paralogia (Nelson & Ladiges, 1996, 2003), a análise de parcimônia de Brooks primária (BPA primária, cujo procedimento foi sintetizado em Brooks *et al.*, 2001) e a análise de componentes (Nelson & Platnick, 1981; Nelson, 1984).

A análise de subárvores livres de paralogia (Nelson & Ladiges, 1996, 2003) é aplicada a fim de resolver as distribuições redundantes ou paralogias, que resultam de cladogramas taxonômicos em que mais de um táxon distribui-se na mesma área. Esse método opera partindo do ápice de um cladograma de áreas. No cladograma de áreas A(A(B(C(C(CD))))), por exemplo, pode-se deprender que as áreas CD estão mais próximas entre si em relação à área B, e as áreas BCD, por conseguinte, estão mais próximas entre si em relação a A. O padrão geral obtido é A(B(CD)). Os componentes duplicados ou parálogos obviamente não são únicos e, portanto, são ignorados uma vez que não têm nem maior nem menor conteúdo informativo. As análises de sub-árvores foram feitas no pacote Nelson05 (Cao & Ducasse, 2005).

No BPA primário, dados de distribuição dos táxons e o cladograma taxonômico são combinados em uma matriz de dados binária, de áreas *versus* nós. Para polarizar os dados, um grupo-externo hipotético com uma linha inteira de zeros é adicionado. Essa matriz de dados é usada para derivar cladogramas de área com o menor número de passos sob A0, através de uma análise de máxima parcimônia implementada no PAUP 4.0b10 (Swofford, 1998), TNT (Goloboff *et al.*, 2003-2007) ou qualquer outro programa de análise de parcimônia. O protocolo do BPA (Brooks, 1990) não prevê a utilização dos pressupostos 1 e 2 (A1 e A2).

Na análise de componentes (Nelson & Platnick, 1981; Page, 1988), cladogramas de área totalmente resolvidos podem ser derivados sob um dos três pressupostos (A0, A1 ou A2), após a substituição, nos cladogramas taxonômicos, dos nomes dados aos táxons terminais pelas áreas em que eles ocorrem. O cladograma geral de área é encontrado a partir da intersecção dos conjuntos de cladogramas de áreas para os táxons analisados. Se nenhum cladograma geral for encontrado através

da intersecção – ou se a intersecção resultar em múltiplos cladogramas –, uma árvore de consenso pode ser construída. As análises de componentes foram realizadas no programa COMPONENT versão 1.5 (Page, 1989).

Antes das análises biogeográficas propriamente ditas, foram testadas as premissas teóricas de alguns dos métodos usualmente empregados na biogeografia: o PAE (Rosen, 1988) e a análise de áreas ancestrais (Bremer, 1992), bem como a aplicabilidade dos pressupostos biogeográficos (*assumptions*) (Nelson & Platnick, 1981; Zandee & Roos, 1987).

O PAE (Rosen, 1988) classifica áreas ou localidades (análogas aos táxons) a partir dos seus táxons compartilhados (análogos aos caracteres) de acordo com sua solução mais parcimoniosa. Os dados utilizados em um PAE consistem de matrizes de áreas *versus* táxons, e os diagramas resultantes correspondem a conjuntos de áreas compartilhadas nas quais as dicotomias terminais representam duas áreas em que ocorreu o mais recente evento de troca biótica (Morrone & Crisci, 1995). O método foi originalmente proposto em um contexto paleontológico, com os diagramas ramificados baseados em dados coletados de estratos geológicos sucessivamente mais antigos.

A análise de áreas ancestrais de Bremer (1992) toma por base a regra da progressão de Hennig (1966), que assume que membros filogeneticamente primitivos de um grupo monofilético estariam próximos ao centro de origem daquele grupo. O procedimento baseia-se apenas na informação topológica do cladograma de áreas. Nesse sentido, áreas mais próximas da “base” do cladograma de táxon-área teriam maior probabilidade de ser parte das áreas ancestrais do que aquelas posicionalmente apomórficas. A análise de áreas ancestrais parte da comparação do número de ganhos de uma área no cladograma, se aquela área não é parte da distribuição ancestral, *versus* o número de perdas de uma área no cladograma, se ela for parte da distribuição ancestral. Quanto maior essa proporção entre ganhos e perdas, maior a probabilidade de aquela área ser parte da área ancestral.

Os pressupostos bioegeográficos 0 (Zandee & Roos, 1987) e 2 (Nelson & Platnick, 1981), que permitem extrair informação biogeográfica de cladogramas de áreas ambíguos – com táxons de ampla distribuição, paralogias e áreas faltantes –, foram testados a partir de um exemplo hipotético, em que a história das disjunções entre as áreas era conhecida previamente. Os pressupostos 0 e 2 foram escolhidos porque o primeiro resulta em um número menor de cladogramas de áreas e o último, no geral, é o pressuposto mais inclusivo, resultando em um número maior de hipóteses de relações entre as áreas.

Como um dos objetivos do presente trabalho foi o de estudar, comparativamente, vários dos métodos usualmente utilizados na análise biogeográfica, detalhes sobre a metodologia da biogeografia cladística, seus procedimentos e implicações para a reconstrução biogeográfica são esmiuçados nos capítulos 5 e 6.

Análise filogenética da infraordem Tabanomorpha

Considerações taxonômicas

O conhecimento taxonômico e morfológico do grupo sob escrutínio é essencial para o levantamento das hipóteses de homologia primária e, conseqüentemente, para o estudo filogenético. Nesse ínterim, foram analisados de forma detalhada uma amostragem dos gêneros das famílias consideradas tradicionalmente como pertencentes à infraordem Tabanomorpha. A partir desse trabalho inicial, novas espécies foram descritas para os gêneros de Rhagionidae – *Atherimorpha*, *Neorhagio* e *Chrysopilus* –, todas para a Região Neotropical.

De forma geral, são poucos os Rhagionidae neotropicais conhecidos. Apenas *Atherimorpha*, *Chrysopilus*, *Rhagio* e *Neorhagio* têm espécies descritas para a região. Na família, o gênero mais diverso é *Chrysopilus*, com espécies presentes em em todo o planeta (Stuckenberg, 1997). Para a região Neotropical, eram conhecidas 60 espécies do gênero, seis das quais distribuídas no território brasileiro (*C. caducus*, *C. calopterus*, *C. consanguineus*, *C. fascipennis*, *C. lineatus*, e *C. marumbiensis*). A partir de material depositado no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP), bem como da coleção do laboratório de Diptera da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP-USP) e de material proveniente de coletas realizadas no contexto do projeto Biota-Diptera (Fapesp, processo 03/10274-9), foram descritas 11 novas espécies de *Chrysopilus*, distribuídas no Brasil e arredores. *Chrysopilus fascipennis* foi redescrita, com base no holótipo depositado no American Museum of Natural History (AMNH, New York, USA) e em material adicional presente nas supracitadas coleções.

O gênero *Atherimorpha* tinha espécies descritas para a Argentina e o Chile (14 espécies), Austrália e Tasmânia (21 espécies) e África do Sul (11 espécies) (Hibbs, *pers. com.*; James, 1975; Nagatomi, 1982a,b), que corresponde ao padrão gondwânico temperado, a não ser pela ausência do gênero na Nova Zelândia. Esse padrão é freqüentemente encontrado entre grupos basais de Brachycera, especialmente na infraordem Tabanomorpha (Nogatomi, 1982a). Foi reportada a primeira ocorrência do gênero *Atherimorpha* no Brasil, e uma nova espécie foi descrita, baseada em 14 espécimes coletadas no Rio de Janeiro e Minas Gerais, ampliando a distribuição do gênero na América do Sul (Santos, 2005a). O material de *Atherimorpha* examinado está depositado no MZUSP (São Paulo, Brasil).

Até recentemente, havia uma única espécie descrita de *Neorhagio*, *N. setosus*, do Chile. O *status* do gênero entre os Rhagionidae é controverso e por vezes essa espécie foi incluída em *Atherimorpha* ou em *Rhagio*. Foram descritas duas novas espécies de *Neorhagio* (*N. nagatomii* e *N. caligatus*), a partir do material coletado na Reserva ‘Biosfera’ El Triunfo, norte do México, e depositado no Museu de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de Mexico (MZFC) (Santos, 2006).

A diagnose de *Neorhagio* apresentada permite diferenciar claramente o gênero de *Atherimorpha* e *Rhagio*, com os quais ele é por vezes confundido na literatura, corroborando a hipótese de que *Neorhagio* realmente constitui um grupo natural. *Atherimorpha* tem palpo bi-segmentado, arista com 4 flagelômeros distintos, além de veia A_1 reta e machos com olhos holópticos. As diferenças entre *Neorhagio* e *Rhagio* são um pouco menos evidentes, mas *Rhagio* tem álula bem desenvolvida em quase todas as espécies, machos usualmente holópticos e esternito IX pentagonal, não tão largo e protraído anteriormente quanto *Neorhagio*. Nos resultados filogenéticos apresentados a seguir, um clado formado por *Rhagio* + *Neorhagio* é constante, reforçando a proposta inicial de separação entre esses grupos. *Atherimorpha*, no entanto, não aparece proximalmente relacionado aos dois gêneros (Figura 7).

Há uma certa controvérsia em relação à presença de lobos posteroventrais nos cercos da terminália feminina de Rhagionidae. Woodley (1989) considerou a estrutura uma autapomorfia de *Pelecorhynchus* mas Stuckenberg (2001) demonstrou a presença dos lobos em alguns gêneros de rhagionídeos (*Rhagio*, *Symphoromyia* e *Chrysopilus*), como sugeriu Nagatomi (1992). Tanto *Neorhagio caligatus* quanto *N. nagatomii* possuem lobos posteroventrais nos cerco das fêmeas, o que também foi verificado em outros gêneros de Rhagionidae – *Atherimorpha*, *Arthroteles*, *Chrysopilus*, *Rhagio*, *Spaniopsis* e *Symphoromyia*, sugerindo que a estrutura é homóloga em *Pelecorhynchus* e Rhagionidae. A análise filogenética dos Tabanomorpha apresentada a seguir (Figura 7) lança luz sobre essa questão, ao posicionar o gênero *Pelecorhynchus* entre os Rhagionidae, como grupo-irmão do clado formado por *Rhagina* (*Rhagio*+*Neorhagio*).

O conhecimento da sistemática das espécies neotropicais de Rhagionidae é ainda bastante limitado. Grande parte das descrições existentes é incompleta e peca pela falta de informações cruciais como o padrão de venação e morfologia das terminálias masculina e feminina. Algumas das espécies descritas na literatura têm suas diagnoses consistindo basicamente de plesiomorfias, o que pode significar que os táxons (e suas distribuições) não correspondem a entidades naturais (Santos & Amorim, 2007b). A solução para esse problema depende do exame cuidadoso e de redescrições detalhadas dos tipos dessas espécies antes de análises mais aprofundadas para se estabelecer as relações específicas dentro de cada gênero da família.

Os três artigos que apresentam as descrições das novas espécies de *Atherimorpha* (Santos, 2005a), *Neorhagio* (Santos, 2006) e *Chrysopilus* (Santos & Amorim, 2007a) estão apresentados, na íntegra, no apêndice do presente trabalho.

Análise filogenética

Não há na literatura estudos filogenéticos exaustivos da infraordem Tabanomorpha. No geral, a amostragem taxonômica utilizada é pequena, o que impede uma definição bem suportada das relações entre as famílias da infraordem. Algumas análises recentes (Wiegmann *et al.* 2000; Yeates, 2002; Zloty *et al.*, 2005) corroboram as definições de alguns dos clados estabelecidos anteriormente sem um arcabouço cladístico, mas há controvérsias quanto ao posicionamento de grupos importantes como *Pelecorhynchus*, *Bolbomyia* e *Austroleptis*, bem como quanto à definição dos limites de Tabanomorpha e a relação dessa infraordem com grupos como Vermileonidae ou o grupo de famílias tradicionalmente considerado como infraordem Xylophagomorpha.

A lista de caracteres abaixo baseia-se em características de adultos machos e fêmeas. A terminologia utilizada no geral segue McAlpine (1981), com exceção de alguns termos para caracterizar as antenas e as terminálias masculina e feminina, que seguem Nagatomi (1984). Para cada caráter, foram calculados e estão apresentados os índices de consistência (IC) e de retenção (IR), bem como o número de transformações de cada caráter no cladograma resultante. Alguns dos caracteres foram comentados diretamente na lista de caracteres. Os comentários gerais sobre as topologias obtidas, o posicionamento dos grupos e os atributos que os caracterizam vêm em seguida. Os caracteres não-ambíguos foram plotados na árvore escolhida como a que melhor representa as relações dos Tabanomorpha (Figura 7).

LISTA DE CARACTERES

CABEÇA

1. Fronte com tubérculo ocelar:

(0) bem desenvolvido (Figuras 45A-D; 46A-D; 47A-C; 48A-B; 49A-D)

(1) incipiente (Figura 48C)

Número de passos: 3, IC: 0,33, IR: 0,83.

2. Ocelos:

(0) presentes e bem evidenciados (Figuras 45-47)

(1) ausentes ou pouco evidentes

Número de passos: 3, IC: 0,33, IR: 0,80.

3. Olhos dos machos:

(0) holópticos (Figuras 45A; 46A-B)

(1) dicópticos (Figura 46C)

Apenas alguns grupos entre os Brachycera – como *Neorhagio* – têm machos com olhos dicópticos (ver Zloty *et al.*, 2005). Na presente análise, o caráter é sinapomorfia dos Vermileonomorpha, com surgimentos independentes entre os Rhagionidae. Número de passos: 6, IC: 0,17, IR: 0,62.

4. Olhos das fêmeas:

(0) dicópticos

(1) holópticos ou praticamente contíguos

Fêmeas com olhos contíguos são raras entre os Tabanomorpha, aparecendo em alguns Tabanidae (*Phaeotabanus*, *Phylipotabanus* e *Esenbeckia*). Número de passos: 3, IC: 0,33, IR: 0.

5. Facetas dos olhos (dos machos):

(0) homogêneas

(1) heterogêneas

Número de passos: 8, IC: 0,13, IR: 0,50.

6. Pilosidade nos olhos:

(0) presente

(1) ausente

Número de passos: 10, IC: 0,10, IR: 0,31.

7. Palpo maxilar:

(0) unisegmentado (Figuras 55C-E)

(1) bissegmentado (Figuras 55A-B; 55F-I)

Número de passos: 7, IC: 0,14, IR: 0,65.

8. Comprimento do segmento distal do palpo maxilar em relação ao proximal:

(0) mais longo (Figuras 55A,F-G)

(1) aproximadamente do mesmo comprimento (Figura 55I)

(2) mais curto (Figuras 55B,H)

Número de passos: 8, IC: 0,25, IR: 0,14.

9. Clípeo:

(0) retraído, não projetado em vista lateral (como na Figura 45D)

(1) bulboso, projetado em vista lateral (como na Figura 48A)

(2) não-bulboso, com os lados paralelos (como na Figura 48B)

Segundo Zloty *et al.* (2005), o cípeo é achatado (estado 0) em Xylophagomorpha, *Heterostomus* e Stratiomyidae, talvez também em Vermileonidae. Ainda segundo eles, o estado 1 é sinapomórfico na infraordem Tabanomorpha, exceção feita a *Austroleptis* (gênero-tipo da família Austroleptidae), *Bolbomyia* e *Litoleptis* (Rhagionidae). Para Stuckenberg (2001), o cípeo em Vermileonidae tem os lados paralelos, mais estreito que em Tabanomorpha, com exceção de *Isalomyia* (Stuckenberg, 2002, 2003), em que o cípeo aparece bastante projetado em vista lateral, quase com o mesmo comprimento dos olhos quando vistos lateralmente. Zloty *et al.* (2005) comentam sobre a possibilidade da expansão do cípeo em Vermileonidae ser uma condição diferente, *i.e.*, não homóloga, daquela presente em Tabanomorpha, que é a perspectiva adotada aqui. Número de passos: 5, IC: 0,40, IR: 0,80.

10. Pilosidade do cípeo:

(0) presente em abundância

(1) ausente ou em pequenas quantidades (Figuras 45A-C; 46A)

Número de passos: 13, IC: 0,08, IR: 0,59.

11. Número de flagelômeros posteriores ao primeiro flagelômero (flagelômero basal):

(0) de 7 a 5 (Figuras 50F; 51D-E; 52D,G; 53A-C; 53J; 54A-B; 54D-G)

(1) de 4 a 2 (Figuras 50B-C; 51F; 52E-F; 53D-I; 53K-J)

(2) 1 (Figuras 50A,D; 51A-B; 52A-C; 54C)

(3) flagelômeros fundidos após pedicelo (Figura 51C)

O estado 3 é autapomorfia de *Litoleptis* (Rhagionidae). Número de passos: 15, IC: 0,20, IR: 0,65.

12. Comprimento da probóscide:

(0) igual ou menor que o comprimento da cabeça (como nas Figuras 46 e 47)

(1) mais longo que o comprimento da cabeça (como na Figura 48)

Número de passos: 4, IC: 0,25, IR: 0,75.

13-. Arista:

(0) com mais de um segmento (multissegmentada) (como nas Figuras 50B e 50F)

(1) unissegmentada (todos os segmentos unidos e indiferenciados) (como nas Figuras 50A e 50D)

(2) arista fundida ao primeiro flagelômero, ramificada em dois longos “braços” (Figura 50E)

(3) pectinada (Figura 54F)

O estado 2 é autapomorfia de *Schizella* (Rhagionidae). Arista pectinada (estado 3) é autapomorfia de *Rachicerus* (Rhachiceridae). Número de passos: 6, IC: 0,50, IR: 0,82.

14. Segmento único da arista:

- (0) robusto (como na Figura 51C)
 - (1) estilado (como nas Figuras 50A,D e 51A-B)
- Número de passos: 1, IC: 1,00, IR: 1,00.

15. Forma do primeiro flagelômero:

- (0) aproximadamente esférico
- (1) aproximadamente reniforme (alongado ventralmente) (Figura 50A)
- (2) com constricção medial (possivelmente indicando fusão incompleta)
- (3) cilíndrico ou subcilíndrico, mais longo que largo
- (4) aproximadamente cúbico
- (5) alargado dorso-ventralmente e achatado lateralmente (como na Figura 53L)
- (6) com grande projeção ventral, como uma seta robusta (como na Figura 54F)
- (7) discoidal, muito reduzido (como na Figura 53B)
- (8) piriforme (como na Figura 53A)

Os múltiplos estados desse caráter relacionam-se à dificuldade de se codificar estruturas homólogas mas muito distintas quanto à sua morfologia. O estado 2 é autapomorfia de *Oreoleptis* (Oreoleptidae). Número de passos: 21, IC: 0,38, IR: 0,68.

16. Forma do escapo:

- (0) aproximadamente cúbico (subgloboso)
- (1) cilíndrico ou subcilíndrico (como nas Figuras 52D-G)
- (2) discoidal
- (3) subcônico (como em grande parte dos Tabanidae) (Figuras 53L)

Número de passos: 14, IC: 0,21, IR: 0,70.

17. Tamanho do escapo:

- (0) tão longo quanto largo
- (1) menos longo que largo
- (2) mais longo que largo

Número de passos: 18, IC: 0,11, IR: 0,59.

18. Comprimento do pedicelo em relação ao escapo:

- (0) mais curto
- (1) mesmo comprimento
- (2) mais longo

Número de passos: 12, IC: 0,17, IR: 0,57.

19. Comprimento da frente (macho):

- (0) mais alto que largo
- (1) aparentemente tão alto quanto largo
- (2) mais largo que alto

Número de passos: 17, IC: 0,12, IR: 0,32.

20. Pontuações na gena e clipeo:

- (0) ausentes
- (1) presentes (como na Figura 45C)

Número de passos: 4, IC: 0,25, IR: 0.

TÓRAX

21. Esporão tibial na perna anterior:

- (0) ausente
- (1) um
- (2) dois

Uma das características presentes em todos os Tabanomorpha s.s. é a ausência do esporão tibial no primeiro par de pernas (com alterações em *Pseudoerinna*, *Bolbomyia* e *Dasyomma*). Número de passos: 7, IC: 0,14, IR: 0,57.

22. Esporão tibial na perna média:

- (0) ausente
- (1) um
- (2) dois

Número de passos: 4, IC: 0,50, IR: 0.

23. Esporão tibial na perna posterior:

- (0) ausente
- (1) um
- (2) dois

Número de passos: 5, IC: 0,40, IR: 0,87.

24. Apêndice em R₄:

- (0) ausente
- (1) presente (Figuras 62B; 63B,D; 65A; 66A)

Número de passos: 5, IC: 0,20, IR: 0,64.

25. Sétulas em R_{4+5} :

(0) ausentes

(1) presentes (como na Figura 60D)

Número de passos: 11, IC: 0,09, IR: 0,47.

26. Sétulas em R_4 e R_5 :

(0) ausentes

(1) presentes

Número de passos: 7, IC: 0,14, IR: 0,45.

27. Base de R_{4+5} :

(0) distal à extremidade da célula discal;

(1) no mesmo nível ou próxima à extremidade distal da célula discal

(2) anterior à extremidade distal da célula discal

Grimaldi & Cumming (1999) propuseram que a base de R_{4+5} no mesmo nível ou bastante próxima da extremidade da célula discal fosse uma sinapomorfia de Rhagionidae. No presente estudo, o estado 1 é compartilhado por grande parte dos membros da família, com algumas reversões e surgimentos independentes em outros grupos de Tabanomorpha. Número de passos: 15, IC: 0,13, IR: 0,41.

28. Veia subcostal:

(0) curta, entre metade da asa e o terço basal

(1) entre metade da asa e o terço distal

(2) longa, alcançando o terço distal da asa

Número de passos: 11, IC: 0,18, IR: 0,31.

29. Bifurcação de R_{4+5} :

(0) em ângulo menor que 90°

(1) aparentemente em ângulo reto

(2) em ângulo maior que 90°

Número de passos: 17, IC: 0,12, IR: 0,64.

30. Redução de espessura da veia costal:

(0) anterior à fusão de R_4 com a margem

(1) concomitante à ou próxima à fusão de R_4 com a margem

(2) posterior à fusão de R_4 com a margem

Número de passos: 11, IC: 0,18, IR: 0,53.

31. Tamanho da célula discal:

(0) reduzido (Figura 57B)

(1) alongado

O tamanho da célula discal reduzido é característico de Stratiomyidae. Número de passos: 2, IC: 0,50, IR: 0.

32. Veias radiais:

(0) agrupadas em direção à margem anterior da asa (Figura 57B)

(1) não agrupadas em direção à margem da asa

A condição “veias radiais agrupadas em direção à margem anterior” é um estado característico das asas de Stratiomyidae. Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 1.0.

33. Posição da veia transversal sc-r:

(0) próxima à humeral (Figura 57C)

(1) distal em relação à humeral (Figuras 67A-E)

A posição de sc-r em Vermileonidae é bem distal em relação à humeral (h) e isso é uma sinapomorfia da infraordem Vermileonomorpha. Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 1.0.

34. Posição de R_4 :

(0) deslocada em direção à R_{2+3} (como nas Figuras 60B; 62-66)

(1) paralela à R_5 ou pouco divergente.

Em Tabanidae, a veia R_4 é muito deslocada em direção à R_{2+3} , condição que também aparece independentemente entre os Rhagionidae, no gênero *Pelecorhynchus*. Número de passos: 7, IC: 0,14, IR: 0,74.

35. Veia costal:

(0) não circundando toda a asa

(1) circum-ambiente

Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 0.

36. Posição de R_5 :

(0) aparentemente reta

(1) ligeiramente curvada em direção à margem inferior

(2) fortemente curvada em direção à margem inferior (como nas Figuras 61A-D; 68A,B; 69A)

(3) curvada em direção à R_{2+3} (Figura 57A)

(4) fortemente curvada em direção à margem inferior, encontrando M_1 antes da margem (como nas Figuras 63B e 64C)

R_5 fortemente divergente, mais próxima de M_1 do que de R_4 , é uma sinapomorfia de Tabanidae. O estado 4 aparece nos tabanídeos *Philoliche*, *Esenbeckia*, *Pityocera*, e *Micteromyia*, que formam um grupo monofilético, juntamente com *Scione*. A condição “ R_5 curvada em direção à R_{2+3} ” é autapomorfia de *Exeretoneura* (Exeretoneuridae). Número de passos: 14, IC: 0,29, IR: 0,7.

37. Célula cup:

(0) aberta (Figuras 57A; 58A,C,D; 59B,D; 60B; 61B; 67A-E; 68B)

(1) fechada, com ápices de A_1 e CuA_2 fundindo-se junto à margem (Figuras 60C; 69C,D)

(2) fechada, com ápices de A_1 e CuA_2 fundindo-se antes da margem (Figuras 57B, 59A,C; 60A,C,D; 61A,C,D; 62-66; 68C-D; 69B)

Número de passos: 14, IC: 0,14, IR: 0,59.

38. m-cu:

(0) transversal ou praticamente transversal

(1) horizontal e curta (Figura 59C)

(2) horizontal e longa (Figuras 58C e 60D)

(3) ausente (Figura 67D)

Número de passos: 9, IC: 0,33, IR: 0,33.

39. Célula M_3 :

(0) aberta

(1) fechada, com ápices de M_3 e CuA_1 fundindo-se junto à margem (Figuras 61A)

(2) fechada, com ápices de M_3 e CuA_1 fundindo-se antes da margem (Figuras 61C,D; 67B-E; 68C)

Número de passos: 7, IC: 0,29, IR: 0,44.

40. Posição de R_{2+3} :

(0) encontrando C antes da bifurcação de R_{4+5}

(1) encontrando C no mesmo nível da bifurcação de R_{4+5}

(2) encontrando C após a bifurcação de R_{4+5}

Número de passos: 4, IC: 0,5, IR: 0,6.

41. Veia R_{2+3} :

(0) encontrando C contígua a R_1

(1) encontrando C próxima a R_1

(2) encontrando C muito distante de R_1

Em Tabanidae, a veia R_{2+3} encontra a costal muito distante de R_1 , geralmente com uma concavidade pronunciada. Número de passos: 10, IC: 0,2, IR: 0,7.

42. Forma de R_{2+3} :

(0) côncava (Figuras 58D; 59A; 60A; 61A-D)

(1) sinuosa (Figuras 58A,B)

(2) aparentemente reta (Figura 68B)

Número de passos: 15, IC: 0,13, IR: 0,41.

43. r-m:

(0) não ultrapassando a junção de Sc e C

(1) no mesmo nível da junção de Sc e C

(2) ultrapassando a junção de Sc e C

Número de passos: 11, IC: 0,18, IR: 0,31.

44. Posição de M_{1+2} em relação à m-m:

(0) posterior à veia transversa m-m (horizontal) (Figura 58D)

(1) anterior à veia transversa m-m (aproximadamente transversal ou transversal)

Número de passos: 4, IC: 0,25, IR: 0.

45. Origem da ramificação de M_{1+2} :

(0) anterior à ramificação de R_{4+5}

(1) no mesmo nível da ramificação de R_{4+5}

(2) posterior à ramificação de R_{4+5}

Número de passos: 13, IC: 0,15, IR: 0,27.

46. Veia M_1 :

(0) reta ou aparentemente reta

(1) curvada

(2) ligada à R_5

Número de passos: 14, IC: 0,14, IR: 0,33.

47. Veia M_3 :

(0) presente e completa

(1) incompleta (Figuras 59C e 69C)

(2) ausente (Figuras 58C e 60D)

Zloty *et al.* (2005) incluem esse caráter em sua filogenia dos Tabanomorpha para testar a hipótese de Grimaldi & Cumming (1999) de que a ausência de M_3 seria uma potencial sinapomorfia de um grupo monofilético dentro de Rhagionidae (formado por *Bolbomyia*, *Litoleptis* e *Austroleptis*). Eles não chegam a nenhuma conclusão. Aqui, a ausência da veia M_3 nos grupos citados deu-se de forma independente. Número de passos: 7, IC: 0,29, IR: 0.

48. Caliptra inferior:

(0) simples

(1) alargada

O estado 1 é sinapomorfia de Tabanidae – único em Tabanomorpha –, com uma possível homoplasia com Acroceridae (Brachycera) (Zloty *et al.*, 2005). Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 1.0.

49. A_1 :

(0) quase reta

(1) com curvatura côncava em direção à margem anterior

(2) com curvatura convexa em direção à margem anterior

(3) com sinuosidade pronunciada

Número de passos: 19, IC: 0,16, IR: 0,53.

50. M_2 e M_3 :

(0) seguindo paralelas ou praticamente paralelas

(1) divergentes

Número de passos: 12, IC: 0,08, IR: 0,58.

51. Álula:

(0) pronunciada

(1) reduzida (Figuras 58D; 67A-E; 69D)

A álula é reduzida na infraordem Vermileonomorpha, *Xylophagus* (Xylophagidae) e *Neorhagio* (Rhagionidae). Número de passos: 4, IC: 0,25, IR: 0,63.

52. Veia CuP :

(0) presente (Figuras 62-69)

(1) virtualmente não discernível

Número de passos: 6, IC: 0,17, IR: 0,76.

53. A_2 :

(0) longa, acompanhando toda A_1

(1) curta (incompleta)

Caráter com pouco valor filogenético nesse nível da análise. A condição A₂ mais longa aparece apenas em *Beris*, *Isalomyia* e *Selasoma*. Número de passos: 4, IC: 0,5, IR: 0.

TERMINÁLIA MASCULINA

54. Formato do epândrio:

(0) não-dividido (Figuras 70B; 71B,D; 73B,D; 74B,D; 75C,D,F,H; 76B,D,G,H; 77B; 78C,D,F,H; 79B,D; 80D; 81B, 82D, 83B,C; 84B,C; 85H,I; 86B,D)

(1) dividido longitudinalmente (como nas Figuras 80B; 81C; 82B)

O estado 1 é sinapomorfia do grupo de gêneros que inclui as subfamílias Tabaninae e Chrysopsinae, de Tabanidae. Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 1.0.

55. Comprimento do edeago:

(0) curto, não ultrapassando o limite distal dos gonocoxitos (como nas Figuras 72A,C; 73A, 77A, 80A, 82A)

(1) atingindo o limite distal dos gonocoxitos (como nas Figuras 70A; 71A; 73C; 74A)

(2) longo, ultrapassando o limite distal dos gonocoxitos (como nas Figuras 75A,B; 78A,B,E,F; 79C)

Número de passos: 22, IC: 0,09, IR: 0,38.

56. Esternito IX:

(0) presente e articulado com os gonocoxitos (como nas Figuras 70A; 72A,C; 73C; 75A,B,G; 76A; 77A)

(1) ausente ou completamente fundido ao gonocoxito (como nas Figuras 73A; 74A,C; 76E)

(2) separado dos gonocoxitos por sutura incompleta (Figura 71A)

O esternito IX está presente e é articulado com os gonocoxitos na base de Rhagionidae. Na família, a fusão dessas estruturas aparece no clado *Alloleptis*⁺ (com reversão em *Spaniopsis*). Em *Bolbomyia*, o esternito IX separa-se dos gonocoxitos por uma sutura incompleta (ver Nagatomi, 1984, Figura 82).

Número de passos: 6, IC: 0,33, IR: 0,56.

57. Fenda no tergito IX:

(0) presente (como nas Figuras 72D; 74B,D; 76B; 85H,I; 86B; 96B)

(1) ausente ou pouco pronunciada (como nas Figuras 71B e 75C,D)

Número de passos: 9, IC: 0,11, IR: 0,56.

58. Apódemas gonocoxais:

(0) curtos, não ultrapassando a base do gonocoxito (como nas Figuras 74A,C e 96A)

- (1) atingindo a base do gonocoxito (como nas Figuras 72A,C)
- (2) longos, ultrapassando a base do gonocoxito (Figuras 71A; 75E,G; 77A; 78A,B,E,G; 79A; 80-84)
- (3) fundidos formando uma ponte dorsal (Figuras 85E; 86A,C,E)
- (4) ausentes

A condição dos apódemas gonocoxais fundidos, formando uma ponte dorsal, é sinapomorfia de *Vermileonomorpha*. Os apódemas gonocoxais estão ausentes em *Litoleptis* (Rhagionidae). Número de passos: 15, IC: 0,27, IR: 0,56.

59. Extensão do apódema ejaculatório:

- (0) curto, não ultrapassando a base dos gonocoxitos (Figuras 76A,C)
- (1) atingindo a base dos gonocoxitos (Figuras 73A; 75A,B)
- (2) longo, ultrapassando a base dos gonocoxitos (como nas Figuras 71A; 72A,C; 75E,G; 77-84)

Número de passos: 11, IC: 0,18, IR: 0,5.

60. Extensões endofálicas (*endophalic tines*) (Figura 71C):

- (0) ausentes
- (1) presentes (Figuras 71A; 72A,C; 73C; 77-84)

Para Sinclair *et al.* (1994), é sinapomorfia de *Bolbomyia*+(Tabanidae+Athericidae), o que os levou a posicionar *Bolbomyia* fora dos Rhagionidae. Em *Rhagio* e *Neorhagio*, as extensões endofálicas são muito reduzidas mas são homólogas às dos tabanídeos e atericídeos para Stuckenberg (1973). Essas estruturas também aparecem nos Oreoleptidae (Zloty *et al.*, 2005). Número de passos: 3, IC: 0,33, IR: 0,93.

61. Comprimento das extensões endofálicas (*endophalic tines*):

- (0) curtos (Figuras 72A,C e 73C)
- (1) longos (Figuras 71A e 77-84)
- (2) muito longos, ultrapassando em muito o limite distal da terminália (Figuras 78A,B)

O estado 2 é autapomorfia de *Atrichops* (Athericidae). Número de passos: 2, IC: 1.0, IR: 1.0.

62. Processos ejaculatórios:

- (0) ausentes (como nas Figuras 76A,C; 85E-G; 86A,C,E)
- (1) articulando-se com o ápice do apódema ejaculatório (como nas Figuras 70A e 72A,C)
- (2) intimamente associado com a base das extensões endofálicas (Figuras 77-84)

O estado 2 é sinapomorfia de Tabanidae + Athericidae (Zloty *et al.*, 2005). Número de passos: 5, IC: 0,4, IR: 0,91.

63. Forma da extremidade distal do gonóstilo:

- (0) afilada (Figuras 70A; 71A; 87F)
- (1) arredondada (Figuras 72A,C; 73C; 87H)
- (2) truncada (Figuras 80A; 81D; 82A; 87E)
- (3) expandida (como uma clava)
- (4) cilíndrica (como um bastão) (Figuras 75A,B)
- (5) com bifurcação marcada (Figuras 75E; 76E,F; 80C; 83D)
- (6) com reentrância marcada (Figuras 87A-D)

Nos Coenomyidae, a extremidade distal do gonóstilo apresenta reentrância bem delimitada. Número de passos: 26, IC: 0,23, IR: 0,44.

64. Forma da extremidade proximal do gonóstilo:

- (0) pouco arredondada (Figuras 75A,B)
- (1) com saliência protuberante (Figura 72A)
- (2) tubular (cilíndrica) (Figura 73C)
- (3) mais robusta que a extremidade distal (Figuras 73A e 76A,B)
- (4) truncada (Figuras 78A,B e 81D)
- (5) com extensão digitiforme (como em *Suraginella*, *Micteromyia* e *Vermipardus*) (Figura 86E)

Número de passos: 22, IC: 0,23, IR: 0,35.

65. Processo endoedeagal posterior ao apódema ejaculatório:

- (0) ausente
- (1) presente e relativamente alongado (como na Figura 70A)
- (2) presente e muito reduzido

Número de passos: 4, IC: 0,5, IR: 0,67.

66. Fusão dos tergitos IX e X:

- (0) ausente
- (1) presente (Figuras 77B; 78C,D,F,H; 79B,D; 80-84)

O estado 1 é sinapomorfia de Tabanidae + Athericidae. Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 1.0.

67. Posição dos cercos:

- (0) recolhidos sob o epândrio (Figuras 75C,D,F,H; 76B,C,G,H)
- (1) ligado à margem distal do epândrio (Figuras 77B; 80-84)

O estado 1 é sinapomorfia de Tabanidae + Athericidae. Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 1.0.

68. *Aedeagal guide* (para Nagatomi (1984), placa ventral ou *ventral plate*):

- (0) tão longa quanto o edeago

- (1) mais curta que o edeago
- (2) dividida em um par de lobos cilíndricos e ocos
- (3) mais longa que o edeago

A condição “placa ventral dividida em um par de lobos cilíndricos” é autapomorfia de *Austroleptis* (Austroleptidae) (ver Nagatomi, 1984; Stuckenberg, 2001). Número de passos: 9, IC: 0,33, IR: 0,45.

69. Tamanho do epândrio:

- (0) transverso;
- (1) alongado longitudinalmente e estreito posteriormente (Figuras 77-84 e 96B)

Sinapomorfia de Tabanidae + Athericidae, convergente em *Exeretoneura* (Exeretoneuridae) e em *Beris* (Stratiomyidae). Número de passos: 3, IC: 0,33, IR: 0,93.

70. Forma do esternito IX:

- (0) aparentemente pentagonal (Figuras 73C; 75A,B,G)
- (1) largo e sub-ovoidal (Figuras 72A,C)
- (2) semi-circular (Figuras 70A; 71A; 76A)

O esternito IX é largo e sub-ovoidal em *Neorhagio* (Rhagionidae), uma característica que auxilia na identificação do gênero, quando comparado com *Rhagio* (Santos, 2006). Número de passos: 2, IC: 1,0, IR: 1,0.

71. Posição do esternito IX:

- (0) extremidade proximal na mesma linha ou próxima da extremidade proximal do gonocoxito
- (1) bastante protraído anteriormente (como nas Figuras 72A,C)

Número de passos: 1, IC: 1,0, IR: 1,0.

72. Comprimento da extensão dos processos ejaculatórios laterais:

- (0) mais curtos que o apódema ejaculatório (menos da metade do comprimento do apódema ejaculatório)
- (1) tão longos quanto o apódema ejaculatório (Figuras 72C; 77A; 80C)
- (2) aproximadamente metade do apódema ejaculatório (como na Figura 72A)

Número de passos: 7, IC: 0,29, IR: 0,38.

TERMINÁLIA FEMININA

73. Tergito 9:

- (0) completo (Figuras 88-92; 95 e 96C)
- (1) dividido

Segundo Stuckenberg (1973, Figuras 28 e 29), nos Tabanidae, o tergito IX não é dividido em Pangoninae, mas é dividido em Chrysopinae e Tabaninae. Número de passos: 1, IC: 1, IR: 1.

74. Tergito 10:

- (0) presente e não dividido dorsalmente (como nas Figuras 88B e 90B)
- (1) normalmente dividido dorsalmente (como nas Figuras 90C; 93-94)
- (2) dividido dorsalmente com as placas muito separadas (como nas Figuras 91-92)
- (3) ausente (Figuras 90A,D e 95A,B)

O tergito 10 é normalmente dividido em Tabanidae e, em Athericidae, é dividido na região dorsal e tem as placas muito separadas. Está ausente em alguns Vermileonomorpha e em muitos Rhagionidae. Número de passos: 15, IC: 0,2, IR: 0,5.

75. Quantidade de segmentos cercais:

- (0) dois (Figuras 88-90)
- (1) um (Figuras 91-95)

Cercos com apenas um segmento caracterizam o clado Athericidae + Tabanidae, com convergências em outros Brachycera (Zloty *et al.*, 2005), como Vermileonomorpha e *Austroleptis*. Número de passos: 3, IC: 0,33, IR: 0,93.

76. Forma do cerco distal (ou do cerco único):

- (0) cilíndrico
- (1) achatado

O estado 1 é sinapomorfia de Tabanomorpha. Nas famílias tradicionalmente consideradas como Xylophagomorpha, os cercos são claramente arredondados em corte transversal. Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 1.0.

77. Tamanho relativo dos segmentos cercais:

- (0) aparentemente do mesmo tamanho
- (1) cerco distal menor que o proximal
- (2) cerco distal maior que o proximal

Número de passos: 6, IC: 0,33, IR: 0.

78. Lobos posteroventrais do cerco:

- (0) ausentes (Figuras 90B,D; 91-94; 96C)
- (1) presentes (Figuras 88; 90A,C)

Caráter controverso, que Woodley (1989) identificou erroneamente como sinapomorfia da “família Pelecorhynchidae”. Sinclair *et al.* (1994) considerou a presença de lobo posteroventral como

sinapomorfia de Vermileonidae e Tabanomorph. Para Stuckenberg (2001), tais lobos estavam restritos a Rhagionidae *sensu stricto* (que, em sua visão, incluíam *Pelecorhynchus*). A presença desses lobos em vários gêneros de Rhagionidae – inclusive alguns dos quais haviam sido retirados da família na classificação de Stuckenberg (2001), como *Spaniopsis* – foi reportada por Santos (2006). Número de passos: 5, IC: 0,2, IR: 0,78.

79. Tamanho do segmento apical (ou do segmento único) do cerco:

- (0) aproximadamente mais longo que largo
- (1) aproximadamente tão longo quanto largo
- (2) aproximadamente mais largo que longo

Segundo Zloty *et al.* (2005), o estado 1 é provável sinapomorfia de Tabanomorph, com modificações em Athericidae, Spaniidae, alguns Rhagionidae, Austroleptidae e Oreoleptidae. As espécies observadas mostram uma grande variação do tamanho do cerco e tal inferência carece de corroboração à luz dos dados. Número de passos: 18, IC: 0,11, IR: 0,47.

80. Orgão sensorial do cerco:

- (0) ausente
- (1) presente no segundo segmento do cerco (Figuras 88; 89; 90B-D)

Provável sinapomorfia de Rhagionidae. Aparece em todos os grupos exceto *Pseudoerinna*, que é grupo-irmão dos demais ragionídeos. Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 1.0.

81. Constricção do segmento 2 do abdômen:

- (0) ausente
- (1) presente

Estado 1 é sinapomorfia de Vermileonomorpha. Número de passos: 1, IC: 1.0, IR: 1.0.

82. Forma do abdômen:

- (0) cilíndrico, não afilado
- (1) afilado
- (2) compacto, achatado, membrana intersegmental reduzida

O estado 1 é sinapomorfia de Vermileonomorpha. O estado 2, sinapomorfia de Athericidae + Tabanidae. Número de passos: 2, IC: 1.0, IR: 1.0.

Cladogramas obtidos

Uma síntese dos resultados das análises realizadas sem pesagem implícita e com pesagem implícita, e os valores de k utilizados com seus respectivos números de passos, é apresentada nas

Figuras 2 a 9. As topologias geradas, especialmente com pesagem *a priori*, mostram um alto grau de resolução, o que indica um forte sinal filogenético dos dados.

Para as análises sem pesagem, o resultado do consenso estrito das 500 réplicas feitas com TBR (*Tree Bisection Reconnection*) é mostrado na Figura 2A. O consenso de maioria (50%) (com TBR) é mostrado na Figura 2B.

Foram realizadas análises com pesagem implícita para valores de k entre 1 e 6. Para as análises com valores de k=1 (Figura 3A), k=2 (Figura 3B) e k=6 (Figura 5B), foi obtida apenas uma árvore, completamente resolvida. As árvores com k=1 e k=2 são quase totalmente congruentes, variando apenas a posição do clado *Atherimorpha*+*Bolbomyia*. Para a única árvore resultante da análise com valor de k=6, houve variações na resolução dentro da família Athericidae e na posição dos Vermileonomorpha, dos Coenomyidae e dos Oreoleptidae, em relação às primeiras árvores.

Das análises para k=3 resultaram três árvores igualmente parcimoniosas, cujo consenso estrito está na Figura 4A. Para os valores de k=4 e k=5, foram obtidas quatro árvores igualmente parcimoniosas. O consenso estrito para cada um desses valores está apresentado respectivamente nas Figuras 4B e 5A. Nessas, as relações são mais próximas das obtidas para k=6 do que para os valores de k=1 e k=2, especialmente no que tange ao posicionamento dos Vermileonomorpha, dos Coenomyidae e quanto às relações entre os gêneros de Athericidae.

Segundo Goloboff (1993), a escolha de uma dentre as várias hipóteses oriundas das análises com valores de k diferentes deveria estar relacionada a um critério baseado no valor de *fitness* global (que pode ser traduzido livremente para *ajuste*). O valor de ajuste (*f*) para cada caráter (*i*) foi definido por Goloboff (1993) como $f_i = k - s_i$ (onde k = constante, e s = número de passos). Após uma análise com pesagem implícita, seriam escolhidas as árvores que apresentassem maior ajuste visto que seriam aquelas que, havendo conflito entre os caracteres, implicariam em um menor número de passos para que os caracteres melhor se ajustassem à hierarquia da árvore, *i.e.*, os caracteres que teriam uma maior consistência filogenética individual. Como visto, o valor de ajuste é relacionado ao valor de k escolhido. Nas análises aqui realizadas com k variando entre 1 e 6, quanto menor o valor de k, maior o valor de ajuste. Utilizando-se valores de k mais altos, é de se esperar que o valor de ajuste seja proporcionalmente menor. Análises feitas com valores de k ainda maiores (10, 20, 50, 100 e 1000) demonstraram que há, pelo menos nos casos estudados, uma correspondência direta entre o aumento do valor de k e a diminuição dos valores de ajuste, como pode ser visto na Figura 8. Essa correspondência inversamente proporcional, no entanto, não parece ser generalizada. Os resultados da análise dos Tipulomorpha feita por Ribeiro (2007), com valores de k variando de 2 a 7, mostraram uma relação direta entre o aumento de k e o aumento do ajuste. Para a análise aqui considerada, se fosse seguido o critério proposto por Goloboff (1993), deveria ser escolhida a árvore com k=1, que tem o maior valor de ajuste entre todas as topologias resultantes (54.83429). Na topologia com valor de k=2 e ajuste mais baixo (47.90386), as relações são praticamente idênticas às da topologia com k=1, mudando apenas a posição de *Atherimorpha*.

Os consenso estritos e de maioria (50%) das topologias obtidas com valores de k variando de 1 a 6 são mostrados na Figura 6. Alguns clados aparecem em 100% das árvores, como é o caso de *Tabanomorpha sensu stricto* (como será definido adiante), *Vermileonomorpha*, *Coenomyidae*, *Rhagionidae* (excluindo *Austroleptis* e incluindo os gêneros anteriormente considerados como pertencentes à família *Spaniidae*) e *Athericidae* + *Tabanidae*. Uma árvore de consenso entre topologias resultantes de análises com diferentes valores de k, entretanto, tem significado apenas para demonstrar o quão constantes são alguns clados em todos os cladogramas obtidos, mas não pode ser escolhida como a hipótese sobre as relações entre os grupos considerados, visto que, para cada topologia, há um tratamento diferente dos caracteres. Reuni-las em uma única árvore de consenso a fim de obter uma hipótese explicativa para a evolução dos *Tabanomorpha* assemelha-se a fazer o consenso de topologias obtidas mediante diferentes métodos de otimização.

Como dito anteriormente, não há um critério estabelecido para se escolher dentre as várias topologias resultantes das análises com pesagem implícita para diferentes valores de k. Aqui, como critério para a escolha, será utilizada a congruência taxonômica entre as várias árvores e as árvores de consenso de maioria (50%) sem nenhum tipo de pesagem (Figura 2B) e de consenso de maioria relativa aos seis valores de k (Figura 6B). Nesse sentido, a árvore que apresentou menor variação em relação aos clados mantidos nos consensos é aquela com valor de k=6 (a despeito de seus menores valores de ajuste) – as variações são pequenas e restritas ao posicionamento de alguns gêneros de *Tabanidae*. Assim, será escolhida a topologia resultante da análise com k=6 (Figura 5B).

A análise sem pesagem resultou em uma árvore mais parcimoniosa com 639 passos (Figura 7). A Figura 9 mostra que, das árvores com pesagem implícita, a com o menor número de passos (654) foi a obtida com k=6, apesar desse número de passos ser sensivelmente maior que o da árvore sem pesagem. Para Turner & Zandee (1995), cladogramas mais longos devem ser descartados, uma vez que violariam o princípio básico da parcimônia. No entanto, para Farris (1983), Platnick *et al.* (1991) e Goloboff (1993, 1995), na parcimônia cladística, o valor de um caráter relaciona-se à sua performance na topologia – a pesagem seria, portanto, necessária para a obtenção de resultados consistentes – e não simplesmente ao número absoluto de passos obtido em uma dada topologia. Topologias sub-ótimas podem ter tanto, ou até mais, conteúdo informativo que os cladogramas com o menor número de passos. Um critério que conecte valores de k, medidas de congruência taxonômica e número de passos talvez possa ser estabelecido como maneira de justificar a escolha de uma dada topologia em detrimento de outras, mais do que apenas escolher a árvore que tenha o maior valor de ajuste (Goloboff, 1993).

Redefinição da infraordem *Tabanomorpha sensu stricto*

Neste trabalho, a infraordem *Tabanomorpha s.s.* é definida excluindo *Vermileonomorpha* e os gêneros anteriormente considerados como pertencentes à *Xylophagomorpha*. *Coenomyidae* +

Heterostomidae não pertencem aos Tabanomorpha s.s. – ainda que sua posição varie nas topologias com diferentes valores de k, essas famílias estão sempre fora do grupo monofilético composto pela infraordem. Entre os Tabanomorpha s.s., portanto, estão posicionadas as famílias Austroleptidae (com um único gênero, *Austroleptis*), Rhagionidae, Oreoleptidae, Athericidae e Tabanidae, conforme a filogenia da Figura 7.

A principal sinapomorfia dos Tabanomorpha s.s. é a condição de cerco da terminália feminina achatado. Além disso, essa infraordem também é caracterizada pela ausência do esporão tibial no primeiro par de pernas (com alterações em *Pseudoerinna*, *Bolbomyia* e *Dasyomma*).

Para Sinclair *et al.* (1994), a presença de lobos posteroventrais no cerco é sinapomorfia de Tabanomorpha, com reversões em Athericidae e Tabanidae (bem como reversões nos “Xylophagomorpha”). Nas observações feitas aqui, os lobos estão ausentes em *Austroleptis*, *Ptiolina*, *Spania* e *Litoleptis*, bem como em Athericidae, Tabanidae e em Stratiomyomorpha. Parece não haver suporte para considerar a presença dos lobos posteroventrais como sinapomorfia de Tabanomorpha.

A presença da veia transversal sc-r próxima da humeral, que Stuckenberg (2001) levanta como uma possível sinapomorfia de Tabanomorpha, parece ser um caráter plesiomórfico, presente em Xylophagidae, Rachiceridae, Heterostomidae e Coenomyidae (sc-r parece ausente em Stratiomyomorpha). A veia sc-r deslocada em relação à humeral é sinapomorfia de Vermileonomorpha.

“Xylophagomorpha” como grupo parafilético

O presente trabalho teve como objetivo reconstruir as relações filogenéticas da infraordem Tabanomorpha, partindo do seu posicionamento dentro de Diptera como considerado na literatura. Para muitos autores, entre eles, Sinclair *et al.* (1994) e Yeates (2002), há grande proximidade filogenética entre o grupo de gêneros agrupados como infraordem Xylophagomorpha e os Tabanomorpha. Não fez parte do escopo dessa tese discutir as relações internas dos Xylophagomorpha, visto que, para tanto, seria necessária uma maior amostragem taxonômica, incluindo clados de nematóceros e de Asilomorpha, bem como de uma maior quantidade de representantes de Stratiomyomorpha. O sinal filogenético na base da topologia apresentada aqui seria bastante incrementado com a inclusão de novos grupos não-diretamente relacionados aos Tabanomorpha. No presente trabalho, os gêneros anteriormente agrupados em Xylophagomorpha foram utilizados como grupos-externos aos Tabanomorpha (que incluíam, em um primeiro momento, os Vermileonidae). No entanto, apesar da ressalva quanto à necessidade de maior amostragem taxonômica para aumentar o sinal filogenético na base da topologia, o posicionamento de alguns dos grupos-externos em relação aos Tabanomorpha indica possíveis soluções para alguns conflitos presentes há tempos na literatura.

O monofiletismo do grupo de famílias considerado como Xylophagomorpha ainda é uma questão controversa. Estudos recentes têm suportado a condição natural do grupo (Sinclair *et al.*, 1994; Yeates, 2002), mas baseando-se em uma pequena amostragem taxonômica. Stuckenberg (2001) posiciona esse grupo de famílias entre os Tabanomorpha sem, no entanto, realizar uma análise filogenética propriamente dita (os Xylophagoidea constituiriam o grupo-irmão dos Rhagionoidea, com base na suposta difícil distinção entre adultos dos dois grupos).

O não-monofiletismo dos Xylophagomorpha tem sido defendido na literatura há bem mais tempo. Nagatomi e Saigusa (1970) aceitam a existência de algumas das famílias agrupadas como “Xylophagomorpha” (Heterostomidae, Rachiceridae, Exeretoneuridae, Xylophagidae e Coenomyidae), mas não estabelecem as relações entre elas. Nas suas descrições, eles enfatizam a semelhança dos Coenomyidae com alguns dos gêneros de Tabanomorpha, enquanto as demais famílias são consideradas bastante derivadas. Nessa definição inicial dos Coenomyidae (Nagatomi & Saigusa, 1970), no entanto, estavam incluídos *Pseudoerinna* e *Glutops*, posteriormente transferidos para Rhagionidae por Nagatomi (1982b).

Os resultados obtidos no presente trabalho suportam o monofiletismo dos Coenomyidae, incluindo os gêneros antes posicionados nessa família (Nagatomi & Saigusa, 1970) – *Anacanthaspis*, *Arthropeas*, *Coenomyia* e *Dialysis*. Nagatomi e Saigusa também incluíram *Odontosabula* entre os Coenomyidae, mas esse gênero não foi considerado na análise aqui realizada. O monofiletismo de Xylophagomorpha, no entanto, não é corroborado em nenhuma das análises feitas, independentemente do valor de k considerado. Alguns dos caracteres sinapomórficos dos Coenomyidae são: extremidade distal do gonóstilo com reentrância bem marcada (com uma homoplasia em *Rachicerus*); palpo maxilar unisegmentado (caráter homoplástico para alguns gêneros de Vermileonomorpha e de Rhagionidae); veia transversal m-cu longitudinal em todos os Coenomyidae – longa em *Coenomyia* e curta nos demais gêneros da família; R_{2+3} aparentemente reta (também presente em Oreoleptidae e no ragionídeo *Alloleptis*); apódema gonocoxal atingindo a base dos gonocoxitos, com exceção de *Coenomyia*, em que os apódemas são mais curtos (estado homoplástico em alguns Rhagionidae e Austroleptidae); processos ejaculatórios articulados com o ápice do apódema ejaculatório (presente em Rhagionidae, com exceção dos *Spaniopsis*, *Litoleptis* e *Spania*, e também em *Vermileo*). A fronte tão alta quanto larga, presente nos Coenomyidae, é um estado de caráter com pouco sinal filogenético, muito convergente entre os Tabanomorpha.

Os caracteres que sustentam o clado formado por Heterostomidae (gênero *Heterostomus*) + Coenomyidae apresentam altos níveis de homoplasia e nenhum atributo exclusivo pôde ser observado entre esses grupos. Como discutido no início dessa seção, uma maior amostragem taxonômica na base da topologia é fundamental para testar as considerações sobre os Xylophagomorpha aqui apresentadas.

Manutenção do status de infraordem para Vermileonomorpha

Os vermilionídeos foram separados de Rhagionidae por Nagatomi (1977) sem uma análise cladística propriamente dita, o que impossibilitou seu posicionamento em relação às linhagens de Tabanoidea (incluindo Tabanidae, Rhagionidae, Athericidae e Austroleptidae) e Xylophagoidea. Woodley (1989) considerou os Vermileonidae como *incertae sedis* entre os Tabanomorpha.

A infraordem Vermileonomorpha foi estabelecida por Griffiths (1994), incluindo os Vermileonidae e as famílias fósseis Protobrachycerontidae e Eremochaetidae. Griffiths levantou uma série de características por ele consideradas apomomórficas para a infraordem. Segundo Stuckenberg (2001), no entanto, tais caracteres não se sustentam em uma análise cladística, visto que a interpretação de Griffiths (1994) para as estruturas genitais não se aplica a todos os Vermileonomorpha, mas apenas a *Lampromyia*.

Para Sinclair *et al.* (1994), Vermileonidae é grupo-irmão dos demais Tabanomorpha e considerada como uma família dentro dessa infraordem. Essa perspectiva também é aceita a partir das análises com dados morfológicos de Yeates (2002) e Zloty *et al.* (2005), nas quais os vermilionídeos estão posicionados como grupo-irmão dos demais Tabanomorpha. A análise molecular de Wiegmann *et al.* (2000), com seqüências do gene ribossomal 28S, também suporta o posicionamento de Vermileonidae dentro dos Tabanomorpha. No entanto, para todas essas análises, a amostragem taxonômica utilizada foi pequena (apenas um gênero, *Vermileo*). Para Wiegmann *et al.* (2000), evidências morfológicas ou moleculares adicionais tenderiam a alterar esse quadro.

Os resultados obtidos no presente trabalho vão ao encontro da proposta de classificação dos Homeodactyla feita por Stuckenberg (2001). Para ele, os Vermileonidae constituem uma infraordem proximamente relacionada aos Tabanomorpha, mas distinta destes por caracteres como a presença de machos com olhos dicópticos, clipeo não bulboso como em Tabanomorpha – mas com os lados praticamente paralelos –, presença de uma longa probóscide nas espécies africanas da família, presença da veia transversal sc-r entre a humeral e a origem do setor radial, e abdômen bastante alongado e afilado.

Na análise filogenética com pesagem implícita, um clado unindo os Vermileonomorpha (com os Exeretoneuridae como grupo-irmão da infraordem) aos Tabanomorpha s.s. + (Coenomyiidae + Heterostomidae) aparece nos resultados com valores de k entre 3 e 6, com *Vermileo* (considerado por Stuckenberg (2001) entre os gêneros de Vermileonidae do componente laurasiático da família) como grupo-irmão dos demais gêneros de Vermileonomorpha (Figuras 4-7). As sinapomorfias que sustentam a infraordem Vermileonomorpha são: presença da veia transversal sc-r distal em relação à humeral, apódemas gonocoxais fundidos (formando uma ponte dorsal), presença de constrição no segundo segmento do abdômen, e abdômen afilado. A álula muito reduzida também é característica do grupo, mas com convergências em *Xylophagus*, *Neorhagio* e *Schizella*. Alguns outros caracteres diagnósticos para os Vermileonomorpha apresentam um nível relativamente alto de homoplasias: o

tamanho do escapo mais longo que largo é um estado também presente em vários tabanídeos e em *Coenomyia* e *Anacanthaspis*; a veia R_{2+3} encontrando C muito distante de R_1 é convergente em vários Rhagionidae, Tabanidae e Oreoleptidae; a existência de apenas um segmento do cerco na terminália feminina é compartilhada com Austroleptidae e Athericidae + Tabanidae; e a presença de lobos posteroventrais do cerco, compartilhada com Rhagionidae, com exceção de *Ptiolina*, *Litoleptis* e *Spania*, e Oreoleptidae. Vale notar, no entanto, que uma maior amostragem taxonômica, incluindo os gêneros *Vermiophis*, *Vermitigris*, *Alhajarmyia* e *Leptynoma*, seria necessária para um melhor esclarecimento das relações internas dentro dos Vermileonomorpha, embora isso possivelmente não alteraria o posicionamento da infraordem como um grupo monofilético não diretamente relacionado aos Tabanomorpha.

Redefinição de Rhagionidae, incluindo os “Spaniidae”

Como discutido anteriormente, não há na literatura sinapomorfias robustas que confirmem a condição monofilética dos Rhagionidae. Sinclair *et al.* (1994) apresentam a família como um grupo parafilético no seu cladograma sem, no entanto, discutir o que os levaram a tal proposição. Stuckenberg (2001) estabeleceu uma classificação alternativa, seguindo a sugestão de Nagatomi (1982b), e dividiu os Rhagionidae em três componentes monofiléticos. Essa divisão não é corroborada pela análise molecular feita por Hibbs (2002) e é suportada apenas em parte pelos resultados apresentados na Figura 7 do presente trabalho. A família Austroleptidae (com um único gênero, *Austroleptis*) é grupo-irmão dos demais Tabanomorpha, fora de Rhagionidae. Não há sustentação, no entanto, para os Spaniidae *sensu* Stuckenberg (2001). Como sugerido anteriormente por Santos (2006), alguns dos caracteres considerados sinapomorfias dessa família estão presentes em outros gêneros de Rhagionidae.

Na presente reconstituição das relações filogenéticas dos Tabanomorpha, também não há sinapomorfias exclusivas para os Rhagionidae, e os caracteres que aparecem na família apresentam níveis variados de homoplasia. Na base da família, por exemplo, o primeiro flagelômero tem formato aparentemente esférico – estado convergente apenas em *Dialysis* (Coenomyidae), apesar de variar dentre os Rhagionidae –, o pedicelo é mais curto que o escapo, caráter convergente em *Atherix* e *Dasyomma* (Athericidae) e *Chrysops* (Tabanidae), e a base de R_{4+5} fica no mesmo nível ou bastante próxima à extremidade distal da célula discal, com convergências em *Dialysis rufithorax* (Coenomyidae) e *Heterostomus* (Heterostomidae). Ainda na base da família, a célula cup é aberta (convergente em Vermileonomorpha, *Exeretoneura*, *Coenomyia* e *Anacanthaspis*). O esternito IX é articulado com os gonocoxitos na base de Rhagionidae e ambas as estruturas se fundem no clado *Alloleptis*⁺ (com exceção de *Spaniopsis*). Outra condição que aparece nos ragionídeos é a presença de apódemas ejaculatórios atingindo o limite proximal dos gonocoxitos. Em alguns gêneros da família, os apódemas alongam-se e ultrapassam a base do gonocoxito. No entanto, essa característica não é

tão pronunciada quando em Athericidae e Tabanidae (que compartilham o mesmo estado do caráter). Há um caráter com um único surgimento na análise compartilhado por todos os Rhagionidae exceto *Pseudoerinna*, que é a presença de órgão sensorial no cerco feminino.

A proposta apresentada aqui sustenta o monofiletismo de Rhagionidae, incluindo *Pelecorhynchus* e excluindo *Austroleptis*, no que está de acordo com o *status* da família Austroleptidae dado por Stuckenberg (2001). Não obstante, a inclusão de novos caracteres, especialmente dados larvais, pode sugerir algumas mudanças no posicionamento desses grupos.

***Pelecorhynchus* como gênero de Rhagionidae**

A família Pelecorhynchidae foi criada por Mackerras & Fuller (1942), que concluíram que *Pelecorhynchus* não estava diretamente relacionado aos Tabanidae, mas apresentava afinidades com os Rhagionidae. Desde então, tem-se discutido o posicionamento desse gênero entre os Tabanomorpha, uma vez que, a despeito da morfologia característica de sua cabeça, como descrita por Nagatomi (1982b), não há caracteres consistentes que permitam o estabelecimento não ambíguo da posição do táxon. Para Woodley (1989), os Pelecorhynchidae constituiriam um clado juntamente com Athericidae e Tabanidae com base na existência de mandíbula larval com glândula de veneno, um estado ausente nos Rhagionidae. Esse caráter, no entanto, é pouco consistente segundo Stuckenberg (2001). Para ele, a saliva de larvas de grupos de Brachycera predadores é potencialmente neurotóxica, talvez como uma adaptação à digestão extra-oral, o que demonstraria que todas essas larvas teriam “glândulas” de veneno – nesse sentido, o caráter seria uma simplesiomorfia e não corroboraria a relação entre Pelecorhynchidae e Athericidae + Tabanidae.

Woodley (1989) identifica ainda outro caráter larval como possível sinapomorfia de Pelecorhynchidae (“larva com espinhos robustos lateralmente no labro e apicalmente na maxila”). Nos adultos, Woodley (1989) sugere que uma autapomorfia de *Pelecorhynchus* é a presença de processos laterais pronunciados nos cercos da terminália feminina, os lobos posteroventrais do cerco. Esses caracteres garantiriam o *status* da família Pelecorhynchidae como um grupo não conectado aos Rhagionidae, cujos gêneros não apresentariam tais caracteres. Stuckenberg (2001) mostrou que os lobos posteroventrais também estão presentes nos gêneros de Rhagionidae *Rhagio*, *Symphoromyia* e *Chrysopilus*. Assim, tais estruturas possivelmente constituiriam uma sinapomorfia de Rhagionidae + *Pelecorhynchus*. Isso o levou a posicionar *Pelecorhynchus* como um subgrupo de Rhagionidae, como já havia feito Nagatomi (1982b, 1992). Da mesma forma, Zloty *et al.* (2005) também consideraram esses lobos como homólogos em toda a infraordem Tabanomorpha, mas ausentes em Tabanidae e Athericidae. No resultado dessa análise, no entanto, a família Pelecorhynchidae não aparece proximamente relacionada aos ragionídeos.

As observações feitas por Santos (2006) reforçaram a perspectiva de que a similaridade entre os lobos posteroventrais de *Pelecorhynchus* e dos demais Rhagionidae não é devido a convergência.

Apesar dos estudos de Wiegmann *et al.* (2000) e de Yeates (2002), baseados respectivamente em seqüências de genes ribossomais 28S e em caracteres morfológicos, indicarem uma forte separação entre Pelecorhynchidae e Rhagionidae, a filogenia apresentada na Figura 7 claramente suporta a premissa de Nagatomi (1992), Stuckenberg (2001) e Santos (2006), corroborando o posicionamento do gênero *Pelecorhynchus* entre os Rhagionidae. Os lobos posteroventrais do cerco feminino aparecem em Rhagionidae (incluindo *Pelecorhynchus*), com reversões em *Ptiolina*, *Litoleptis* e *Spania*, e surgimento independente em Vermileonomorpha.

De fato, apenas nas análises com pesagem igual para todos os caracteres não há corroboração para a inclusão de *Pelecorhynchus* entre os ragionídeos. Em todas as análises com pesagem *a posteriori*, *Pelecorhynchus* aparece dentro de um clado menor em Rhagionidae.

Suporte para o clado Athericidae + Tabanidae

Segundo Stuckenberg (2001), o clado formado pelas famílias Athericidae e Tabanidae é altamente derivado, caracterizado por uma considerável variação morfológica, quando comparados com os Rhagionidae e grupos relacionados – essa discussão já havia sido feita pelo próprio Stuckenberg (1973), quando alguns dos gêneros antes considerados pertencentes aos Rhagionidae foram transferidos para a então recém criada família Athericidae. Em um contexto filogenético, *e.g.* nas análises de Woodley (1989), Sinclair *et al.* (1994), Yeates (2002) e Zloty *et al.* (2005), esse agrupamento sempre aparece.

Na análise apresentada aqui, o monofiletismo de Athericidae + Tabanidae também é corroborado. Há quatro caracteres sinapomórficos para o clado, com pouquíssimas ou nenhuma convergência entre os demais grupos analisados. Dentre eles, três têm índice de consistência 1.0: fusão dos tergitos IX e X na terminália masculina, cercos masculinos ligados à margem distal do epândrio e não recolhidos sob ele, e abdômen compacto, achatado, com membrana intersegmental reduzida; o epândrio alongado longitudinalmente, mas estreito posteriormente é compartilhado por *Exeretoneura* e por *Beris*.

Os outros caracteres que sustentam Athericidae + Tabanidae apresentam graus variados de homoplasia: veia A₁ com curvatura convexa em direção à margem posterior da asa (caráter altamente homoplástico), veia CuP presente, extremidade distal do gonóstilo arredondada, e apenas um segmento cercal feminino (convergente em Vermileonomorpha e Austroleptidae). A presença de extensões endofálicas também é compartilhada pelo clado maior formado por Oreoleptidae +(Athericidae+Tabanidae), apesar desse caráter também aparecer em alguns Rhagionidae (no grupo formado por *Rhagina*+(*Rhagio*+*Neorhagio*)) – a presença de extensões endofálicas entre os ragionídeos foi sugerida por Stuckenberg (1973) e observada por Santos (2006) em sua descrição de novas espécies de *Neorhagio*, apesar de não ser reconhecida por outros autores, *e.g.*, Sinclair *et al.* (1994).

A filogenia da Figura 7 apresenta resultados bastante consistentes quanto a alguns grupos de Tabanomorpha de posicionamento controverso (e.g. *Pelecorhynchus* e *Austroleptis*). O alto grau de resolução indica que os caracteres levantados são filogeneticamente informativos (uns mais do que outros, o que recomenda o uso de métodos de pesagem *a posteriori*, que privilegiam, durante o teste de congruência, aqueles caracteres com maior sinal filogenético).

A delimitação de Tabanomorpha s.s. obtida nesse trabalho é congruente com alguns aspectos da classificação dos Homeodactyla proposta por Stuckenberg (2001), que exclui Vermileonidae dessa infraordem, e com outras proposições mais tradicionais baseadas em análises puramente morfológicas, sem um arcabouço cladístico (Nagatomi & Saigusa, 1970; Nagatomi, 1982b). Alguns grupos considerados monofiléticos na literatura, como Xylophagomorpha, não encontram suporte na proposta apresentada, embora a amostragem aqui utilizada para esses grupos de Brachycera não permita uma robustez maior dos clados nesse nível da filogenia.

Novas análises, com a inserção de novos táxons de grupos recentes, especialmente entre os Vermileonomorpha e os Tabanidae, e de novos caracteres, entre eles dados de morfologia torácica e de larvas, bem como a inclusão de táxons fósseis, deverão fornecer um panorama ainda mais completo sobre a evolução dos Tabanomorpha.

Métodos biogeográficos utilizando filogenias

A partir de meados da década de 1970, foi desenvolvida uma série de métodos em biogeografia, utilizando a argumentação filogenética de Hennig (1950, 1965, 1966), visando à reconstrução das relações históricas entre as áreas. Nem todos os métodos que se baseiam em filogenias, no entanto, podem ser considerados dentro do escopo da biogeografia cladística. Muitos deles apenas utilizam algoritmos filogenéticos (como o PAE) ou partem da informação topológica presente nos cladogramas (como a análise de áreas ancestrais). Antes da realização de uma análise biogeográfica dos Tabanomorpha, foi necessário estudar esses conjuntos de métodos, para verificar quais, entre eles, são confiáveis na reconstrução da evolução biogeográfica, considerando a complexidade do problema biológico subjacente. Dentro da biogeografia cladística, foram analisados os pressupostos biogeográficos (*assumptions*) e quais as suas conseqüências para a reconstrução das relações hierárquicas entre as áreas. Ficou claro que nem todos os métodos de biogeografia baseados em filogenias são válidos mas que, sem um arcabouço filogenético, muito pouco pode ser feito para reconstruir a evolução biótica no espaço.

Análise de parcimônia de endemicidade (PAE): tempo para um epitáfio?¹

O PAE (*Parsimony Analysis of Endemicity*, ou Análise de Parcimônia de Endemicidade; Rosen, 1988) é um método com um uso relativamente amplo em biogeografia e que se baseia em um algoritmo filogenético para a obtenção da relação entre áreas. Uma análise detalhada feita aqui demonstrou que o método é falho, não levando em consideração a premissa fundamental de que as relações entre os organismos são biogeograficamente informativas. Espécies evoluem no espaço e, portanto, o conhecimento das relações filogenéticas corresponde a uma fonte primordial para inferir relações entre as áreas e para a reconstrução da história biogeográfica dos táxons (Santos, 2005b).

O PAE não considera filogenias para o reconhecimento das relações entre as áreas. As relações são obtidas unicamente a partir de padrões de distribuição congruentes de espécies. A ausência de embasamento filogenético significa desconsiderar o componente tempo para a reconstrução histórica, o que é um contra-senso. Nenhum resultado oriundo de um PAE pode, dessa forma, ser considerado uma hipótese de biogeografia histórica, mas apenas um diagrama ramificado

¹ Publicado de forma modificada em Santos (2005b), apresentado no apêndice.

que reflete a congruência entre as áreas de distribuição de grupos taxonômicos. Mesmo o estabelecimento de áreas de endemismo pelo PAE (a Figura 10 sintetiza o procedimento), defendido por Morrone (1994), é questionável, uma vez que essas áreas correspondem à entidades históricas e não apenas distribucionais. Espécies biológicas (e seus padrões de distribuição) são entidades históricas inferidas a partir de dados, de maneira que as espécies nominais podem ou não corresponder a entidades reais. A maior parte dos táxons ao nível específico, entretanto, foi proposta com procedimentos não filogenéticos, de modo que podem corresponder a entidades parafiléticas. Inferências biogeográficas feitas a partir de espécies nominais pouco confiáveis estão fadadas ao fracasso (Santos & Amorim, 2007b). Nas palavras de Harold & Mooi (1994, p. 262), uma área de endemismo é uma “região geográfica compreendendo a distribuição de dois ou mais táxons monofiléticos que exibem congruência filogenética e distribucional e têm seus respectivos parentes ocorrendo em uma mesma outra área.” As áreas de endemismo, na verdade, são unidades biogeográficas que não existem a parte da dimensão biológica (evolutiva). Elas estão intimamente ligadas à *escala temporal*. Dessa maneira, tanto os métodos de detecção e delimitação de áreas de endemismo quanto o seu uso para estratégias de conservação deverão considerar essa dimensão temporal entre suas premissas. No estabelecimento de políticas emergenciais para a conservação da biodiversidade, tal mudança de foco permite, por exemplo, priorizar áreas de endemismo mais antigas em detrimento das mais recentes, que certamente têm sua diversidade genética preservada em alguma área irmã (Santos & Amorim, 2007b).

Do ponto de vista metodológico, o PAE adota um procedimento de enraizamento controverso – o mesmo adotado pela análise de parcimônia de Brooks (BPA). Os diagramas ramificados são enraizados em uma área dita ‘ancestral’ na qual todos os táxons estão ausentes (uma linha de zeros na matriz). Esse procedimento assume *a priori* a vicariância como processo responsável pela distribuição geográfica das espécies (Bisconti *et al.*, 2001; Brooks & van Veller, 2003), ignorando a possibilidade de que a congruência possa ser resultado de processos de dispersão comuns, de falhas na vicariância ou da combinação entre processos. Qualquer método que toma como certo um processo antes da obtenção do padrão peca por inverter a ordem das coisas, ao assumir a explicação (no caso, a vicariância) antes da pergunta (“o que causou o padrão resultante da análise?”). Além disso, o uso do PAE frequentemente resulta em padrões de distribuição ambíguos ou não-informativos (*e.g.*, Goldani & Carvalho, 2003).

A análise feita demonstra que o PAE não pode ser considerado um método de biogeografia histórica e não deve ser aplicado na tentativa de se obter padrões de relação *entre* áreas ou mesmo como única estratégia para a delimitação de áreas de endemismo. Tal conclusão está de acordo com a idéia da biogeografia cladística de que a biogeografia é intrinsecamente conectada à filogenia.

Nihei (2006) defende a utilidade do método em uma perspectiva dinâmica. Para ele, em uma crítica à Santos (2005b) e a outros autores contrários ao procedimento, o PAE pode ser associado corretamente ao vetor tempo desde que sejam consideradas várias “fatias temporais” (*time slices*)

diferentes em suas análises – a utilização de fósseis, nesse caso, torna-se fundamental, bem como a necessidade de se trabalhar apenas com grupos monofiléticos (portanto, grupos que tenham existência real, que são considerados de fato naturais). Mesmo partindo do pressuposto que o PAE seja válido em uma perspectiva dinâmica, os pontos levantados por Santos (2005b) continuam relevantes, visto que nenhum método em biogeografia é histórico sem que leve em consideração a história filogenética dos grupos, o que torna obrigatória uma investigação filogenética prévia, antes de qualquer estudo, seja ele de biogeografia cladística ou de panbiogeografia.

Sobre clados basais e áreas ancestrais²

Durante os últimos 40 anos, a biogeografia tem sido a arena para uma disputa aparentemente sem fim: o assim chamado debate dispersão *versus* vicariância. É uma visão disseminada que, depois dos anos 1970 e início de 1980, a vicariância tem prevalecido como explicação de primeira ordem para a biogeografia histórica, com o papel da dispersão reduzido ao de ruído biogeográfico, invocado quando nenhum padrão comum é capaz de elucidar as relações entre as áreas sob escrutínio. A maioria dos autores vê eventos de evolução biogeográfica por dispersão como narrativas individuais, únicas, incapazes de serem testadas à luz de padrões gerais (Nelson & Platnick, 1981; Morrone & Crisci, 1995; Llorente *et al.*, 1996; Humphries & Parenti, 1999; *contra*, de Queiroz, 2005; e Cowie & Holland, 2006). Embora esse pareça ser o estado-da-arte da biogeografia histórica, essa imagem desconsidera a penetrante influência de alguns dos métodos biogeográficos propostos recentemente, que têm raízes fincadas em explicações dispersalistas. Morrone (2002a) cita três deles: análise de áreas ancestrais (Bremer, 1992, 1995; Ronquist, 1994, 1995; Hausdorf, 1998), análise de dispersão-vicariância (*dispersal-vicariance analysis*, ou DIVA) (Ronquist, 1997) e filogeografia intraespecífica (Avise *et al.*, 1987; Avise, 2000).

De fato, Morrone (2002a) tem dúvidas sobre a natureza dispersalista do DIVA e da filogeografia intraespecífica, uma vez que ambos métodos lidam com a dispersão mas admitem a vicariância para explicar padrões de distribuição. Alguns autores (*e.g.*, Arbogast & Kenagy, 2001) defendem o uso da filogeografia comparada, que enfatiza a vicariância e a comparação entre diferentes táxons, e não toma a dispersão como explicação *a priori*. Esse não é o caso, entretanto, da análise de áreas ancestrais de Bremer. Morrone (2002a) considera o método como um procedimento estritamente dispersalista, usado para encontrar o suposto centro de origem de um táxon. A mesma crítica foi feita anteriormente por Ebach (1999).

Não cabe aqui repetir a argumentação contrária à análise de áreas ancestrais já feita – o objetivo é adicionar a essas críticas o ponto levantado por Krell & Cranston (2004) e Crisp & Cook

² Publicado de forma modificada em Santos (2007a), apresentado no apêndice.

(2005) sobre a posição relativa de ramos “mais basais” em um cladograma, que é crítica para o procedimento analítico de Bremer (1992).

Fundamental à análise de áreas ancestrais é a regra da progressão de Hennig (1966), que assume que membros filogeneticamente primitivos de um grupo monofilético seriam encontrados próximos ao centro de origem daquele grupo (Humphries, 1992). Não obstante as semelhanças, a abordagem de Bremer e a assim chamada “regra da progressão biogeográfica” (Platnick, 1981) são diferentes. A análise de áreas ancestrais baseia-se apenas na informação topológica do cladograma de áreas. A consequência desse raciocínio é que áreas que são posicionalmente plesiomórficas no cladograma de táxon-área (ou TAC, do inglês *taxon-area cladogram*) têm maior probabilidade de ser parte das áreas ancestrais do que as áreas posicionalmente apomórficas. Em suma, a análise de áreas ancestrais tenta identificar a possibilidade de um táxon ter ocupado parte da área ancestral, supostamente permitindo a identificação da área ancestral de um grupo a partir da informação topológica dos seus TACs. O método é baseado na comparação do número de ganhos (G) de uma área no cladograma, se aquela área não é parte da distribuição ancestral, *versus* o número de perdas (P) de uma área no cladograma, se ela for parte da distribuição ancestral (Bremer, 1992). A divisão entre ganhos e perdas resulta em uma proporção. Quanto maior essa proporção, maior a probabilidade de aquela área particular ser parte da área ancestral. Posteriormente, Ronquist (1994, 1995) e Hausdorf (1998) refinaram o procedimento de Bremer, estabelecendo que a área mais repetida (ou redundante) próxima da base da árvore deve ser selecionada como parte da área ancestral.

Ebach (1999) usa uma TAC hipotética, livre de paralogia, para explicar a análise de áreas ancestrais. Uma árvore equivalente é apresentada na Figura 11. O cálculo de ganhos e perdas mostra que a área A tem uma proporção G/P maior do que as outras áreas (A tem 1 como valor de G/P, enquanto B tem G/P=0,5 e tanto C quanto D tem G/P=0,33). Dessa forma, é mais provável que a área A seja a área ancestral e, de acordo com o método de Bremer, ela tem que ser topologicamente basal, como afirma a regra da progressão. Entretanto, como apontam Kell & Cranston (2004), “um clado ramificando-se perto da base é um clado basal, não é? Isso não faz sentido? Não, não faz”. A mesma coisa acontece com o procedimento de Bremer: a área A não é a área mais basal porque a primeira dicotomia de qualquer cladograma (ou qualquer TAC) resulta em duas “áreas mais basais”, de maneira que seu grupo-irmão é “igualmente basal”.

É fato que toda árvore filogenética tem uma base, mas não há *apenas um* clado mais basal uma vez que as ramificações nos cladogramas são simétricas, sempre resultando em dois grupos-irmãos (se há uma politomia, contudo, há mais do que dois ramos para um único nó). Uma vez que o método de Bremer (1992) baseia-se no mesmo arcabouço teórico inconsistente da regra da progressão de Hennig (1966), a viabilidade da análise de áreas ancestrais como um método pode ser questionada.

No exemplo hipotético de Ebach (1999), é possível identificar dois ramos mais basais: área A e o grupo monofilético composto pelas áreas (DC)B. É impossível aplicar a regra da progressão nesse caso, uma vez que não há algo como o clado mais basal. O mesmo é válido para a definição de área ancestral de Bremer (1992) – ambas áreas A e (DC)B são posicionalmente plesiomórficas no TAC. Consequentemente, ambas áreas são prováveis porções da área ancestral. Bremer (1992, p. 437) estabelece que “todos grupos monofiléticos originam-se em algum lugar no sentido de que há uma área ancestral correspondendo à distribuição do seu ancestral”. Dado que não temos como saber se qualquer área recente é ou não é parte de uma área ancestral no qual um táxon “nasceu”, somos forçados a dizer que não há algo como o centro de origem – na verdade, o centro de origem existe mas ele não é um padrão perceptível (como definido por Espinosa-Organista *et al.*, 2002). A impossibilidade de se reconhecer centros de origem na natureza é diretamente oposta aos princípios básicos do dispersalismo, que afirma que táxons derivados surgem em tais lugares, nos quais especiações subseqüentes ocorrem, e a partir dos quais eles dispersam tanto quanto suas habilidades fisiológicas permitem, conforme as condições físicas do ambiente (Morrone & Crisci, 1995). Dessa maneira, o dispersalismo parece encurralado enquanto perspectiva biogeográfica majoritária, uma vez que suas teorias e métodos são construídos sobre a noção de que há uma área ancestral em algum lugar, embora os métodos dispersalistas correntes sejam falhos quanto à sua reconstrução. Além do mais, no exemplo de Ebach (1999), ambas áreas A e o grupo (DB)C têm a mesma idade, considerando que são resultado do mesmo evento de quebra, e não há nenhuma razão temporal para imputar uma condição ancestral a uma das áreas em detrimento da outra.

O método de Bremer (1992, e desenvolvimentos subseqüentes) tem sido criticado devido à sua preferência pela parcimônia de Camin-Sokal (Ronquist, 1994) e ao seu uso de informação paráloga e conflitante para estabelecer “áreas ancestrais” (Ebach, 1999), bem como pela sua tentativa de implementar a biogeografia filogenética e a regra da progressão de Hennig (1966) na biogeografia moderna (Morrone, 2002a). A análise de áreas ancestrais é ainda mais logicamente falha do que considerou Ebach (1999), uma vez que ela se baseia em uma interpretação errônea sobre topologia de árvores. Com vistas a manter alguma integridade empírica aos seus estudos biogeográficos, biogeógrafos dispersalistas devem evitar procurar por áreas ancestrais sob os termos propostos por Bremer (1992), Ronquist (1994, 1995, 1997), Hausdorf (1998), e de Queiroz (2005). A ressurreição do dispersalismo, como previra este último, é reacionária e com pouca (ou mesmo nenhuma) fundamentação empírica. Até que um método apropriado seja encontrado, a dispersão irá permanecer como nada mais do que uma série de narrativas individuais únicas que não podem nem ser testadas e nem descobertas.

Sobre a necessidade de filogenias para a biogeografia³

A biogeografia é uma área das ciências biológicas com uma herança intelectual longa, rica e freqüentemente controversa, que remonta aos primeiros estudos do mundo natural e da distribuição dos organismos sobre a superfície do globo (Nelson, 1978; Nelson & Platnick, 1981; Mayr, 1982; Humphries & Parenti, 1999; Nelson & Ladiges, 2001; Lieberman, 2003; Lomolino *et al.*, 2004). Os objetivos essenciais da disciplina podem ser sintetizados em dois pontos principais, que são a descoberta dos padrões de distribuição espacial da vida na Terra e a descoberta das causas que levaram a esses padrões – tanto em termos de mecanismos quanto de processos (Platnick & Nelson, 1978; Rosen, 1978; Ebach & Humphries, 2003; Ebach *et al.*, 2003; McDowall, 2004).

Tradicionalmente, a biogeografia é dividida em dois domínios, ecológico e histórico, o primeiro relacionado a processos ocorrendo em pequenas escalas temporais, tais como fatores climáticos ou físicos, e o último tratando de eventos e processos que ocorrem durante milhões de anos e em larga escala, baseados em causas que existiram no passado e que têm conseqüências para a distribuição de vários conjuntos de populações ou grupos taxonômicos diferentes (para uma revisão das “duas” biogeografias, veja Morrone & Crisci, 1995). Essa divisão, entretanto, têm sido questionada recentemente (Lieberman, 2003; Riddle, 2005). Parece claro que padrões não são completamente “históricos” ou completamente “ecológicos”. A ecologia têm papel importante para a organização hierárquica do mundo natural e o mesmo pode ser dito dos eventos históricos de grande escala, o que significa, em suma, que a biogeografia ecológica também é histórica, e vice-versa.

Uma metáfora bem conhecida de León Croizat (1964) sugere que a diversidade da vida é um fenômeno histórico tridimensional, os três elementos sendo a forma (similaridades e diferenças nos atributos dos organismos), o espaço e o tempo. Apesar da visão disseminada de que a biogeografia refere-se à história das entidades biológicas no espaço, é impossível entendê-la completamente sem os dois outros fatores. Se a vida e a Terra realmente evoluem em conjunto, pode-se considerar a biogeografia como uma disciplina que trata os padrões de distribuição biótica e as conexões entre as biotas como resultados do processo evolutivo, e é, nesse ínterim, incontestavelmente relacionada à tríade forma, espaço e tempo.

Para a sistemática biológica, o aspecto mais importante da teoria evolutiva é o conceito de ancestralidade comum: além do reconhecimento e descrição da diversidade biológica, a sistemática procura reconstruir as relações de parentesco (filogenéticas) entre os organismos, que são padrões hierárquicos resultantes da descendência com modificação através do tempo. Obviamente, a evolução dá-se em algum lugar – a vida evolui no espaço. Isso significa que a descoberta dos padrões históricos de distribuição biótica é um componente integral da teoria evolutiva e as hipóteses biogeográficas estão profundamente associadas à hierarquia taxonômica, não importando quais os

³ Publicado de forma modificada em Santos & Amorim (2007b), apresentado no apêndice.

processos usados para explicar tais distribuições (por exemplo, dispersões de larga escala, vicariância através da tectônica de placas, a combinação de ambos ou ainda nenhum mecanismo). Como apontado por Lieberman (2003), padrões biogeográficos relativos às hierarquias genealógicas envolvem entidades que reproduzem e preservam informação e que são governadas por processos evolutivos.

Uma vez que a natureza é hierarquicamente estruturada, os padrões de distribuição não podem ser propriamente interpretados sem hipóteses subjacentes de relações bióticas. Por essa razão, a biogeografia histórica deve estar necessariamente embasada em filogenias, a fim de considerar o conceito evolutivo da ancestralidade comum e suas conseqüências para a distribuição da vida sobre o globo (Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1999; Santos, 2005b). Talvez esse seja um dos motivos pelos quais a biogeografia é considerada uma das disciplinas mais complexas da biologia comparada: ela consome tempo de análise, é dependente de sistemática bem feita e está interrelacionada a um grande conjunto de evidências derivadas de outros ramos das ciências, tais como a geologia, a geografia, a paleontologia, a biologia molecular e a ecologia. Não é possível inferir padrões históricos de distribuição razoavelmente explicativos utilizando apenas um método direto, pelo menos não com o conhecimento metodológico atualmente à disposição. Áreas, diferentemente da maior parte dos táxons conhecidos, podem ter histórias múltiplas, não havendo respostas simples a tais padrões complexos (Funk, 2004).

Nenhum dos métodos disponíveis lida com todos os multivariados processos biológicos que podem atuar durante a evolução biogeográfica dos grupos e seus padrões resultantes, como dispersão direcional, falhas na vicariância, áreas múltiplas em um único ramo terminal, distribuições redundantes (paralogias), áreas ausentes – em análises simultâneas – causadas por extinções etc. Uma alternativa para a ausência de tal método talvez seja uma abordagem integrada (Morrone & Crisci, 1995; Donoghue & Moore, 2003), com a aplicação de diferentes metodologias para cada passo da análise, aproveitando-se dos méritos de cada prática. Não obstante, essa abordagem ainda está mal definida e, conseqüentemente, se aproxima a soluções de compromisso. Como definir qual método é válido em qual situação, uma vez que as respostas não são conhecidas? A questão é: é possível atualmente criar um método que abarque as necessidades específicas da biogeografia, na tentativa de transformá-la em uma disciplina madura e autônoma, com seus próprios princípios? Provavelmente a resposta é não. É quase ilusório pensar que tal método ou teoria pode ser desenvolvida. Nas palavras de Ebach & Morrone (2005), a “biogeografia é uma área que não pode se comunicar com uma linguagem ou uma voz porque há uma multidão de propósitos e idéias conflitantes”. De qualquer forma, uma receita sintética não é exatamente necessária. O que é comum para todas as análises biogeográficas, qualquer seja a escola de pensamento adotada, é a filogenia. Como afirmou Hennig (1966), há uma relação próxima e reconhecível entre as espécies e o espaço que elas ocupam. Esse foi o ponto de partida para o desenvolvimento da biogeografia cladística: as relações filogenéticas são biogeograficamente informativas. Além disso, há uma maior chance de se entender os padrões

biogeográficos quando uma filogenia é considerada, uma vez que esta permite a seleção de um conjunto de estratégias práticas e teóricas que funcionam melhor para o grupo ou grupos de interesse (Funk, 2004).

Os procedimentos que devem ser identificados como ferramentas para a biogeografia histórica são aqueles que tratam o problema sob uma abordagem filogenética. É importante reforçar aqui a idéia de que a sistemática é a fonte original de informação para a biogeografia. Qualquer método ou pesquisador que se negar a aceitar isso estará rodeado de toda sorte de problemas adicionais àqueles típicos das análises biogeográficas, que já são complexos o suficiente. Parafraçando Nelson (1994), após Dobzhansky (1973), nada na biogeografia faz sentido exceto à luz da sistemática. Deve haver ao menos uma hipótese filogenética prévia para cada táxon tomado para o estudo de padrões de distribuição. Uma vez que esse táxon é analisado em conjunto com outros táxons (supostamente monofiléticos), a hipótese para a relação entre áreas pode ser, alternativamente, corroborada como um padrão geral, abandonada em favor de uma explicação alternativa, ou considerada um evento único. Citando Hennig (1966, p. 5), “os diferentes sistemas na biologia não são desconectados, porque na análise final eles contém os mesmos objetos como elementos básicos”. Assim, o uso de filogenias permite a captura do que as relações genealógicas dizem a respeito das áreas que os organismos ocupam.

Tais comentários podem ser considerados óbvios para os biogeógrafos em um primeiro instante mas grande parte dos problemas em biogeografia seriam minimizados se as hipóteses de monofilatismo dos táxons fossem tomadas como certas antes do início de qualquer estudo. O problema não exclui o nível das espécies. Espécies como táxons em muitos casos correspondem a um conjunto de populações não diretamente relacionadas, porém estão unidas sob um mesmo nome. Em outras palavras, os nomes das espécies nem sempre se aplicam para sistemas ou entidades reais, históricas. De fato, muitos nomes disponíveis na verdade referem-se a grupos monofiléticos de duas ou mais espécies diferentes ou a grupos parafiléticos ou polifiléticos de espécies ou populações (Santos & Amorim, 2007b).

Se todos os nomes das espécies realmente correspondessem a unidades históricas, alguns métodos biogeográficos que não se baseiam em filogenias prévias seriam salvos. A informação disponível sobre as espécies nominiais, no entanto, não satisfaz essa necessidade. Como se pode confiar na identificação de grupos de espécies como entidades históricas sem um escrutínio filogenético? Táxons parafiléticos e polifiléticos não representam padrões hierárquicos completos e a inclusão de tais grupos não-monofiléticos em análises biogeográficas certamente resulta em uma representação incorreta da hierarquia entre as áreas. Grupos monofiléticos são necessários porque refletem a afinidade natural ente as entidades biológicas e a descoberta de tal afinidade – ancestralidade comum – depende da descoberta das relações filogenéticas entre os grupos considerados.

A delimitação de áreas de endemismo sofre de problema similar. Assim como a biogeografia, uma área de endemismo significa muitas coisas para muitas pessoas, dependendo do seu conhecimento de fundo e dos seus propósitos de investigação. Desde os trabalhos de Candolle (1820), ela tem sido definida de uma maneira vaga e os critérios para delimitação dessas áreas, longe de estarem bem estabelecidos, têm sido questionados e desenvolvidos durante séculos (Nelson & Platnick, 1981; Anderson, 1994; Harold & Mooi, 1994; Morrone, 1994; Humphries & Parenti, 1999; Hausdorf, 2002; Hausdorf & Hennig, 2003; Szumik *et al.*, 2002; Szumik & Goloboff, 2004). Ainda não há perspectivas para um consenso. Não obstante, o reconhecimento das áreas de endemismo é o procedimento inicial de qualquer estudo biogeográfico, com poucas exceções, mas esse procedimento não é tão trivial. Ele é mais complexo do que apenas plotar ocorrências taxonômicas em um mapa em busca de padrões de distribuição congruentes entre espécies diferentes. A identificação da distribuição espacial de uma entidade histórica, como um conjunto de espécies, não deve ser igualada à definição de uma área de endemismo (Santos, 2005b). Essa posição está de acordo com advogada por Harold & Mooi (1994), para quem uma área de endemismo não é uma entidade meramente distributiva, mas está relacionada a uma história coletiva, que deve ser considerada quando do seu reconhecimento. Padrões de distribuição só são fontes de informação biogeográfica no contexto das relações de parentesco dos organismos que habitam as áreas sob investigação.

De acordo com Harold & Mooi (1994), uma área de endemismo é uma região geográfica na qual se distribuem dois ou mais táxons monofiléticos que exibem congruências filogenéticas e distributivas, e que tenham seus respectivos grupos-irmãos ocorrendo em outras áreas da mesma forma delimitadas. De acordo com eles, a delimitação de uma área de endemismo necessita de dois passos: (1) uma análise básica de nível taxonômico / distributivo na qual os táxons são escolhidos, a relação entre eles hipotetizada e suas distribuições delimitadas; e (2) uma fase de teste, na qual outros grupos são inseridos na análise a fim de identificar possíveis áreas de endemismo e de testar a realidade histórica dessas áreas. Em suma, o estabelecimento de uma área de endemismo é dependente da determinação de filogenias e de distribuições congruentes. Apesar de reconhecerem a correção de tal definição, Szumik *et al.* (2002) e Smuzik & Goloboff (2004), no entanto, chamam a atenção para as dificuldades operacionais dos critérios propostos por Harold & Mooi (1994) e sugerem um critério de otimização que proporcione uma forma de especificar uma “contagem de endemicidade” para uma dada área, independentemente de como ela foi inicialmente hipotetizada. Como dito antes, estudar a história das conexões entre áreas e suas disjunções é uma tarefa árdua porque mesmo padrões biogeográficos fundamentais (endemismos) são facilmente obscurecidos.

Fica claro que, sem uma perspectiva filogenética para identificar corretamente grupos monofiléticos, não é possível reconhecer os limites das áreas de endemismo nas quais esses grupos podem ser encontrados. Em um breve comentário, Knapp (2005) cita os dois fundamentos para a biogeografia: um trabalho taxonômico cuidadoso e uma boa definição de áreas de endemismo. Ela

continua: “(...) sem uma boa delimitação e definição de espécies, os terminais usados nos cladogramas ou filogenias não têm significado e sem boas hipóteses filogenéticas um cientista não pode relacionar a história da distribuição à história dos organismos” (Knapp, 2005, p.4).

Hoje em dia, instituições governamentais e organizações profissionais responsáveis por desenvolver políticas ambientais para a definição de áreas de conservação têm progressivamente valorizado estudos biogeográficos. A delimitação de áreas de endemismo, avaliação de biodiversidade e reconhecimento de áreas de interface entre biomas – resultados típicos de análises biogeográficas – são importantes fontes de informação para a criação de bases de dados usadas na delimitação e manutenção de unidades de conservação. Isso significa que discussões e debates sobre biogeografia, mais do que simples querelas quanto à semântica ou idiosincrasias científicas, extrapolam interesses estritamente acadêmicos. É necessário colocar ordem na biogeografia e isso não significa unificar em um único conjunto de regras a atual pletera de teorias e procedimentos da disciplina, todos eles com diferentes escopos e intenções, uma vez que a multiplicidade de formas de pensar a biogeografia é absolutamente salutar para o enriquecimento do nosso conhecimento sobre o mundo natural. A ordem na área é mais sutil e simples: a biogeografia pretende compreender todos os aspectos do mundo vivo baseados no triunvirato espaço, forma e tempo, e, para alcançar com propriedade tal objetivo, ela necessita de arcabouço filogenético. Durante a história da sistemática biológica, especialmente após a revolução de Darwin-Wallace no século XIX, houve uma busca por métodos que realmente refletissem as afinidades naturais entre os organismos nas suas classificações, e que pudessem ser usados como ferramentas para reconstruir filogenias. Atualmente, a maior parte dos sistematas concorda que a cladística hennigiana é tal método e as filogenias são os seus sistemas de referência. Da mesma forma, biogeógrafos que acreditam que sua disciplina é parte de uma teoria evolutiva mais abrangente devem considerar as filogenias como os sistemas de referência para seus estudos, desconsiderando os procedimentos que não levam em conta a ancestralidade comum.

Uma visão crítica da biogeografia cladística: pressupostos biogeográficos ou *assumptions*⁴

O objetivo da biogeografia cladística é verificar a congruência biogeográfica entre cladogramas de táxon-área e, por conseguinte, determinar causas gerais ou individuais para a formação de padrões de distribuição (Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1999; Crisci, 2001; Ebach, 2001; Ebach & Humphries, 2002, 2003; Santos & Amorim, 2007b). Quando análises de diferentes grupos taxonômicos revelam o mesmo padrão de relações entre áreas, considera-se que há um padrão histórico geral, perceptível em grupos diferentes de organismos. O mundo real,

⁴ Modificado de uma apresentação oral na VII Reunión Argentina de Cladística y Biogeografía, entre 14–16 de Novembro de 2007, organizado pelo Instituto de Botânica Darwinion, em San Isidro, Argentina. Publicado parcialmente em Santos (2007b), apresentado no apêndice.

entretanto, é mais complexo: a ambigüidade é a regra, não a exceção. Há incongruência entre padrões quando, entre diferentes padrões individuais, existem táxons de ampla distribuição (táxons presentes em mais de uma área), nós parálogos (distribuições redundantes, quando os mesmos táxons estão presentes em áreas diferentes) e áreas ausentes (Morrone & Crisci, 1995; Nelson & Ladiges, 1996, 2003; Espinosa-Organista *et al.*, 2002; Crisci *et al.*, 2003). As principais causas dessas incongruências são: (1) surgimento de uma barreira, dividindo uma área sem que ocorra cladogênese; (2) dispersão aleatória; (3) extinção; e (4) especiação simpátrica. Não obstante, a cladística (tanto a análise filogenética quanto a biogeográfica) diz respeito a padrões comuns, sejam eles relacionados à distribuição de caracteres ou à distribuição taxonômica no espaço. A cladística é muda sobre as causas da ambigüidade – ela não pode ser implementada, por exemplo, para determinar a escolha entre vicariância e dispersão em uma análise biogeográfica. Nas palavras de Ebach & Humphries (2002, p. 429–430), “a metodologia biogeográfica cladística pode fornecer evidências a favor ou contra a congruência geográfica, ao invés de recriar um cenário da história biótica do planeta (...) ela objetiva descobrir congruência geográfica e não gerar sua presença”.

A análise de componentes (proposta pela primeira vez por Nelson & Platnick, 1981) é um método biogeográfico que lida com problemas de redundância, áreas ausentes e táxons de ampla distribuição. A comparação de dois ou mais cladogramas de táxon-área é uma maneira de testar a confiabilidade dos padrões comuns de distribuição – a remoção da ambigüidade é necessária para obter um maior sinal biogeográfico. A análise de componentes baseia-se na aplicação dos chamados pressupostos (*assumptions*) – A0 (Zandee & Roos, 1987), A1 e A2 (Nelson & Platnick, 1981) –, que visam extrair os padrões comuns a partir de dois ou mais cladogramas de táxon-área conflitantes. Análise de Parcimônia de Brooks (BPA) (Brooks *et al.*, 2001, 2004) é um outro método que tenta resolver a ambigüidade biogeográfica via um paradigma de geração (e não de descoberta) baseado em modelos prévios sobre evolução e biogeografia, e não em fatos (Ebach & Humphries, 2002). Após a aplicação de A0, cada nó nos cladogramas de áreas derivados de diferentes filogenias é codificado como uma entrada em uma matriz de área *versus* táxons. A matriz é usada para derivar áreogramas de menor comprimento usando um algoritmo de máxima parcimônia.

Os pressupostos 0, 1 e 2 são ferramentas metodológicas usadas para interpretar e resolver incongruências a fim de encontrar padrões gerais de áreas. Sob A0, áreas habitadas pelo táxon de ampla distribuição formam um clado e o táxon de ampla distribuição é, então, tratado como sinapomorfia entre as áreas em que ele ocorre – nesse sentido, são as relações taxonômicas que resolvem o conflito. A vicariância é a explicação de primeira ordem (van Veller *et al.*, 2000). A0 considera a distribuição ampla como resultado da falha de especiação em resposta a eventos de vicariância que tenham afetado outras populações ou espécies naquela mesma área. Para van Veller *et al.* (1999, p. 397), táxons de ampla distribuição são “considerados o resultado de isolamento ou quebra que ainda não causou especiação”.

Sob A1, áreas habitadas pelo táxon de ampla distribuição podem formar grupos de áreas monofiléticos e parafiléticos. A1 explica a distribuição ampla como um resultado de uma falha na vicariância, possivelmente em combinação com extinções sucessivas. No áreograma, as relações de área resolvidas são mantidas e as áreas conflitantes “flutuam” sobre o áreograma. Isso significa que “o que quer que seja válido para uma ocorrência também é válido para a outra” (Nelson & Platnick, 1981).

Sob A2, áreas habitadas por um táxon de ampla distribuição podem constituir um agrupamento de áreas poli-, para- ou monofilético. Para explicar distribuições amplas, A2 permite extinção, dispersão, falha na vicariância, ou qualquer combinação desses eventos. A2 tenta resolver o problema dos táxons de ampla distribuição através de todas as possíveis combinações de relações entre as áreas, fornecendo a maior possibilidade de resolver padrões conflitantes de distribuição. Mesmo as relações entre áreas já resolvidas no áreograma podem ser modificadas, uma vez que as áreas conflitantes “flutuam” sobre toda e qualquer posição do áreograma.

Cada ocorrência de distribuição redundante é considerada como igualmente válida, *i.e.*, como representando padrões de área duplicados, sob A0 e A1. Sob A2, cada ocorrência de distribuição redundante é considerada separadamente. Áreas ausentes são tratadas como dados ausentes sob A1 e A2, explicadas como ausência primitiva, extinção ou amostragem inadequada. A0 considera áreas ausentes como casos de ausência verdadeira devido à ausência primitiva ou extinção (para uma revisão da aplicação dos pressupostos, ver Morrone & Crisci, 1995, e Humphries & Parenti, 1999).

Apesar de alguma controvérsia (van Veller *et al.*, 1999), os pressupostos 0, 1 e 2 são interpretações das relações entre áreas, não entre táxons. Cladogramas de áreas não são cladogramas taxonômicos, e fornecem pouca evidência a respeito dos processos biogeográficos (especiação, vicariância, dispersão, extinção).

Reforçando as críticas feitas por Ebach (2001) e Ebach & Humphries (2002), o pressuposto 0 não permite a correta reconstrução das relações entre as áreas. Baseado em um exemplo hipotético em que a história das áreas é previamente conhecida, pode ser demonstrado que A2 recupera a verdadeira história das disjunções entre as áreas e, conseqüentemente, deve ser preferido em relação à A0 para a resolução das incertezas biogeográficas. Como corolário, todo método biogeográfico que se baseia em A0 irá carregar a sua perspectiva falha sobre as relações entre as áreas.

- Um exemplo hipotético

Vamos considerar o exemplo da Figura 12. Em um tempo zero, a espécie 1 distribui-se por toda área A (Figura 12A). O primeiro evento de disjunção separa a antiga área A em duas áreas, B e C. Conseqüentemente, há um evento cladogenético, e a espécie ancestral 1 origina as espécies 2 e 3 (Figura 12B), a primeira distribuída na área B e a outra na área C. O segundo evento de disjunção separa a antiga área C em duas áreas, D e E – a área B não é afetada e, portanto, permanece com o

mesmo táxon endêmico (espécie 2). A disjunção causa a cladogênese e a espécie ancestral 3 dá origem às espécies 4 e 5, que são respectivamente distribuídas nas áreas D e E (Figura 12C). A terceira disjunção separa a antiga área E em duas áreas, F e G (área D não é afetada). Esse evento de vicariância divide a espécie 5 em duas espécies diferentes, 6 e 7, a primeira distribuída na área F e a outra na área G (Figura 12D).

De acordo com esse exemplo hipotético, as relações taxonômicas entre as espécies atuais são expressas pelo cladograma 2(4(6 7)). A seqüência de quebras que resultou no verdadeiro padrão de relações entre as áreas consideradas (Figura 12D) é dada pelo áreograma B(D(F G)). Esse áreograma descreve o que realmente aconteceu com o conjunto de áreas desde o primeiro evento de disjunção – ele mostra a história das quebras das áreas e descreve o padrão de disjunções verdadeiro. O propósito de qualquer método biogeográfico histórico deveria ser o de recuperar precisamente tais tipos de padrão.

Sabe-se, entretanto, que a evolução biológica é um conjunto complexo de eventos, alguns deles imprevisíveis, os quais freqüentemente obscurecem a história real. No cenário hipotético, após o terceiro evento de vicariância, uma população da espécie 6 se dispersa da área F para a área B (Figura 12E). Nesse caso, a espécie 6 é agora considerada um táxon de ampla distribuição, uma vez que está presente em duas áreas diferentes (B e F). Baseado no cladograma taxonômico e na distribuição taxonômica recente, o padrão observável de relações entre as áreas é dado pelo áreograma B(F(B,F G)) (Figura 12F). Esse áreograma não reflete diretamente a história real das disjunções das áreas mas é o padrão que as evidências revelam, uma vez que não sabemos *a priori* a história da área ou os eventos passados que modelaram a região. O táxon de ampla distribuição (espécie 6) é uma fonte de ambigüidade – ele permite mais de um significado possível – impedindo que se (re)conheça padrões completamente resolvidos. É objetivo da biogeografia resolver essa ambigüidade. Nesse ponto, os pressupostos biogeográficos são necessários.

- Recuperando padrões históricos

O padrão observável (Figura 12F) tem uma ambigüidade, que é o táxon de ampla distribuição 6. Sob A0, a presença do táxon 6 em ambas áreas B e F é tomada como característica compartilhada por essas áreas, o que significa que A0 “resolve” a ambigüidade através da adição de um “caráter” compartilhado pelas duas áreas conflitantes (Figura 13A). A0 não permite nenhuma remoção de informação (Zandee & Roos, 1987; Brooks *et al.*, 2001), mas cria uma nova relação onde já havia informação conflitante. Apesar da “solução” do problema do táxon de ampla distribuição, o padrão geral resultante da aplicação de A0 mostra outro conflito, a distribuição redundante (parálógica) da área B – que é, simultaneamente, grupo-irmão da área F (tal relação é suportada pela presença do táxon 6) e grupo-irmão de todas as outras áreas (Figura 13A). Ambas ocorrências de distribuições

redundantes são igualmente válidas sob A0, uma vez que elas representam padrões de áreas duplicadas sob essa abordagem. Em suma, a aplicação de A0 sob o padrão observável resulta no áreograma B(D(G(B F))).

Sob A2, a análise do mesmo padrão observável da Figura 12F resulta em diferentes soluções. A2 possibilita que as áreas conflitantes “flutuem” sobre o áreograma e cada ocorrência de distribuições redundantes é considerada independentemente. Das oito soluções possíveis, duas delas são idênticas ao padrão B(D(F G)) (Figura 13B).

A0 e A2 produzem soluções diferentes para os padrões observáveis ambíguos. A análise sob A0 resulta no áreograma B(D(G(B F))), que é diferente do padrão de disjunções real (Figura 12D). Durante a história das quebras do exemplo hipotético, nunca existiu uma área ancestral composta pela soma das áreas B e F. A0 simplesmente não recupera o padrão real – de fato, a premissa adiciona relações espúrias ao já problemático padrão observável. Por outro lado, sob A2 há várias soluções possíveis para a ambigüidade do padrão observável, mas duas delas são idênticas ao padrão de disjunção verdadeiro (Figura 13B). No exemplo hipotético, A0 não é capaz de encontrar a história biogeográfica verdadeira. Entretanto, é óbvio que sem conhecer previamente o que de fato aconteceu durante a história das áreas sob escrutínio, não é possível afirmar se uma (ou mais de uma) das soluções sob A2 reflete a realidade histórica. A adição de dois ou mais cladogramas de táxon-área é necessária para “testar” os padrões comuns (Ebach, 2001) – isso pode ser feito, por exemplo, via análise de componentes e BPA.

- Análise de componentes e BPA

A partir da análise de componentes, derivam-se conjuntos de áreogramas resolvidos a partir dos cladogramas taxonômicos sob análise, aplicando-se os pressupostos 0, 1 e 2 para resolver as ambigüidades. A interseção dos conjuntos de áreogramas é tida como o áreograma geral ou, em caso de uma interseção vazia, uma árvore de consenso é construída. O objetivo da análise de componentes é obter uma classificação de áreas a despeito da não disponibilidade de informação biogeográfica resolvida (ou não-conflitante).

Como apontado anteriormente, as fontes de incongruência entre áreogramas são táxons de ampla distribuição, áreas ausentes e distribuições redundantes. Dessa forma, o exemplo seguinte baseado no cenário hipotético descrito na Figura 12 lida com esses três tipos de ambigüidade.

Na Figura 14A, o padrão observável é representado pelo áreograma D(B,F G), com o táxon 6 distribuído nas áreas B e F – o cenário aponta para um evento de dispersão da espécie 6 da área F para a área B, seguido pela extinção da espécie 2 na área invadida. A Figura 14B traz um áreograma no qual a área F está ausente – o padrão observável é B(D G). Na Figura 14C, há uma distribuição redundante, uma vez que a área B está duplicada no áreograma B(D(F(B G))).

A questão pertinente aqui é: há um padrão geral válido para todos os grupos taxonômicos estudados? Em poucas palavras, é possível extrair um padrão geral a partir da combinação dessas três distribuições problemáticas? A resposta é sim, não importa qual o pressuposto utilizado para tal tarefa. Entretanto, um padrão geral consistente com o cenário hipotético descrito acima só é obtido com a análise de componentes sob A2 – o áreagrama compartilhado pelas três situações (Figura 15) é o padrão verdadeiro da Figura 12D. Sob A0, seguido por uma análise primária de uma matriz de BPA (Figura 16), o padrão resultante não está de acordo com a seqüência de disjunções apresentada na Figura 12. Uma análise de componentes aplicando A0 é similar ao BPA tanto em procedimento quanto em resultados, uma vez que a matriz de dados de áreas *versus* nós também é utilizada (van Veller *et al.*, 2000).

Em uma análise de BPA primário, após a aplicação de A0 para “resolver” as ambigüidades derivadas do táxon de ampla distribuição, os nós dos áreagramas (Figuras 16A, 16B e 16C) são codificados como entradas em uma matriz de área *versus* táxons (Figura 16D). Para polarizar os dados, um grupo-externo hipotético com uma linha inteira de zeros é incluído (van Veller *et al.*, 2000). O BPA primário resulta em duas soluções igualmente parcimoniosas, os áreagramas D(G(B F)) e D(F(B G)) (Figura 16E). Nenhum dos dois padrões representa a história real de quebras da área ancestral A (Figura 12). Isso está de acordo com a hipótese de que, mais do que simplesmente descobrir as relações entre as áreas, A0 e BPA de fato geram novos padrões de áreas (Ebach, 2001; Ebach & Humphries, 2002; Siddall & Perkins, 2003; Siddall, 2004, 2005). Apesar de concebidos para recuperar a história subjacente aos padrões observáveis, o pressuposto 0 e BPA adicionam informação espúria às distribuições problemáticas, resultando em padrões ainda mais problemáticos e incongruentes.

- A2, com reservas

É um fato que A2 não explica a origem das ambigüidades, mas procura encontrar um padrão comum (congruente) entre diferentes áreagramas, tratando informação “não-informativa” como sendo primariamente não-congruente (Nelson & Platnick, 1981; Ebach, 2001; Ebach & Humphries, 2002). Não obstante, há um contínuo debate sobre a confiabilidade dos resultados biogeográficos obtidos via análise de componentes e A2 (como discutido adiante nos capítulos 6 e 7 do presente trabalho), e novos métodos para recuperar as afinidades históricas entre áreas continuam a surgir – por exemplo, o método transparente proposto por Ebach *et al.* (2005), que usa análises de sub-árvores livres de paralogia para lidar com áreas múltiplas em um único ramo terminal. O cenário hipotético aqui proposto claramente mostra que as múltiplas soluções resultantes de A2 são melhores que o padrão gerado pela aplicação de A0 e BPA, uma vez que, a partir delas, pode-se reconstruir corretamente a cadeia de eventos que levou ao padrão observável atualmente. Apesar da simplicidade do exemplo apresentado, A0 e BPA não foram capazes de descrever a história verdadeira. O que

esperar de situações muito mais complexas, como é de praxe na biogeografia? Mesmo assim, a despeito das suas soluções problemáticas, o pressuposto 0 é um dos elementos essenciais do PACT (*Phylogenetic Analysis for Comparing Trees* – análise filogenética para a comparação de árvores), um método criado por Wojcicki & Brooks (2004, 2005) mas ainda não testado apropriadamente, assim como do BPA primário e secundário (também chamado de BPA modificado).

As críticas contra o BPA não são novas (Page, 1990, 1994; Platnick, 1988; Siddall & Perkins, 2003; Siddall, 2004, 2005). De acordo com Ebach & Humphries (2002), o BPA é um método que usa a sistemática filogenética para “descrever cenários evolutivos mais do que para determinar as relações entre as áreas usando a cladística” (p. 433). Ao tratar espécies (ou táxons supraespecíficos) como caracteres e áreas como táxons, BPA produz resultados espúrios, uma vez que introduz relações entre as áreas na base das distribuições amplas e não com base em relações de grupo-irmão entre as áreas. O BPA secundário (Brooks *et al.*, 2001) também é controverso: o método tenta resolver a ambigüidade através da duplicação das áreas redundantes, mesmo que esse procedimento não seja objetivamente suportado (Siddall, 2005). Vale notar que, de acordo com Brooks *et al.* (2001), o objetivo da biogeografia é encontrar uma explicação científica sujeita a testes empíricos. A discussão do exemplo hipotético aqui apresentado, nas quais os padrões resultantes de A0 e BPA são completamente diferentes da história real da área, reforça a proposição de que A0 e BPA devem ser vistos com precaução se nosso propósito é desvendar a história biogeográfica dos táxons com ferramentas que tenham uma base epistemológica mais sólida.

Em direção a uma biogeografia cladística dos Tabanomorpha

A análise do valor dos métodos biogeográficos deve ser feita não apenas a partir da análise das idiosincrasias de cada método, mas também à luz de problemas reais. Esse talvez seja um dos grandes problemas da biogeografia, que levou Tassy & Deleporte (1999) a chamar o campo de uma “confusão de métodos”, visto que eles proporcionam uma vasta gama de resultados com pouco significado empírico. Muitos dos procedimentos biogeográficos propostos são discutidos apenas em termos teóricos, que não esgotam as suas possibilidades. Para o reconhecimento sobre quais métodos são mais confiáveis e quais devem ser descartados, estudos puramente teóricos devem ser combinados a análises com grupos taxonômicos distribuídos sobre áreas reais.

A distribuição de todos os gêneros das famílias de Tabanomorpha tradicionalmente reconhecidas (juntamente com os Vermileonomorpha), com base nas clássicas regiões biogeográficas de Wallace (1876), foi sintetizada nas tabelas 2–5 (na seção Anexos). Os asteriscos indicam os gêneros utilizados na análise filogenética do capítulo 4.

Um esquema alternativo de regiões biogeográficas (e versões modificadas dele, como será discutido adiante), proposto por Morrone (2002b) com base na síntese de um grande número de estudos cladísticos e panbiogeográficos realizados nos últimos 25 anos, também foi utilizado aqui. Essa nova classificação para as regiões biogeográficas desafia alguns dos sistemas fito- e zoogeográficos, ao mostrar que algumas das regiões por eles reconhecidas não representam unidades verdadeiramente naturais mas componentes com idades diferentes. É o caso, por exemplo, da América do Sul, reconhecida por Crisci *et al.* (1991) como uma área composta, com a sua porção sul relacionada a outras áreas austrais temperadas (Austrália, Tasmânia, Nova Zelândia, Nova Guiné e Nova Caledônia) e sua porção tropical proximamente relacionada à África e América do Norte. A região denominada Afrotropical nos sistemas clássicos também é vista como uma área composta, com um porção temperada (África do Sul e províncias do Cabo) e uma porção tropical – no que segue estudos faunísticos como o de Poynton (2000), que indica, com base na distribuição de anfíbios, ser inadequado relacionar a região afrotemperada com as áreas tropicais mais ao norte.

Em seguida, é sintetizada a proposta de Morrone (2002b) para os domínios biogeográficos e as regiões do mundo. Nela, fica clara uma relação próxima entre as regiões temperadas austrais, assim como uma conexão entre as áreas tropicais do globo, como mostrado no cladograma de áreas hipotético plotado sobre o mapa (Figura 17). As abreviações são aquelas utilizadas nas análises biogeográficas e nos cladogramas de área que se seguem.

1. Domínio Holártico: compreende Europa, Ásia ao norte do Himalaia, regiões africanas ao norte do Saara, América do Norte (com exceção do sul da Flórida) e Groenlândia. Em uma perspectiva paleogeográfica, corresponderia ao paleocontinente Laurásia.

1.1. Região Neártica (NE): EUA, Canadá e norte do México.

1.2. Região Paleártica (PA): Euarásia e norte da África.

2. Domínio Holotropical: as áreas tropicais do mundo, entre latitudes de 30°S e 30°N. Corresponderia à porção oriental do paleocontinente Gondwana.

2.1. Região Neotropical (NT): América do Sul tropical; América Central; centro-sul do México; Índias Ocidentais; e sul da Flórida.

2.2. Região Afrotropical (AF): África Central; península Arábica; Madagascar; e Ilhas oceânicas das Índias Ocidentais.

2.3. Região Oriental (OR): Índia, Himalaia; Burma; Malásia; Indonésia; Filipinas; e Ilhas do Pacífico.

2.4. Região Australotropical (AT): Noroeste da Austrália.

3. Domínio Austral: áreas austrais temperadas da América do Sul, África do Sul, Australásia e Antártida. Corresponderia à porção ocidental do paleocontinente Gondwana.

3.1. Região Andina (AN): Sul da América do Sul, das terras altas andinas até Puna e Páramo (norte dos Andes).

3.2. Região Antártica (ANT): Antártida.

3.3. Região do Cabo ou Afrotemperada (AFT): África do Sul e província do Cabo.

3.4. Região Nova Guineana (NG): Nova Guiné e Nova Caledônia.

3.5. Região Australotemperada (ATM): Sudeste da Austrália.

3.6. Região Neozelandesa (NZ): Nova Zelândia.

Os Tabanomorpha *s.s.* utilizados no presente trabalho (excluindo os Vermileonomorpha, como propõe a filogenia apresentada no capítulo 4) foram plotados por sobre a classificação de Morrone (2002b), com base na distribuição dos táxons levantada por Santos (em preparação). A lista de ocorrências abaixo foi utilizada em parte das análises biogeográficas cladísticas.

INFRAORDEM TABANOMORPHA S.S.

Família Rhagionidae

- *Alloleptis*: Oriental: Indonésia.

- *Arthroceras*: Paléartica: Japão e Rússia; Neártica: EUA; Oriental: Sul da China.

- *Arthroteles*: Afrotropical: África do Sul e Província do Cabo.
- *Atherimorpha*: Afrotropical: África do Sul e adjacências, Província do Cabo; Andina: Chile, Argentina; Neotropical: Brasil; Australotropical: Austrália e Tasmânia.
- *Bolbomyia*: Paleártica: Rússia e região Báltica; Neártica: EUA.
- *Chrysopilus*: Paleártica: Europa, Norte da China, Japão e Marrocos; Afrotropical: Madagascar; Afrotropical: África do Sul; Andina: Chile, Argentina, Peru; Neotropical: Bolívia, regiões Norte e Centro-Sul do Brasil, Guianas, Colômbia, Venezuela, Costa Rica, Cuba, Guadalupe, Jamaica, México, Panamá, Peru, Porto Rico, São Vicente e Granadinas; Neártica: EUA, Alasca, e Canadá; Oriental: Borneo, Sul da China, Indonésia, Fiji, Índia, Java, Laos, Malásia, Mianmar, Nepal, Ilhas Nicobar, Filipinas, Sri Lanka, Sumatra, Taiwan; Australotropical: Austrália, Tasmânia; Nova Guineana: Nova Caledônia, Nova Guiné; Neozelandesa: Nova Zelândia.
- *Glutops*: Paleártica: Japão e Rússia; Neártica: EUA e Canadá.
- *Litoleptis*: Neártica: Alasca.
- *Neorhagio*: Neotropical: México.
- *Pelecorhynchus*: Andina: Chile; Australotropical: Austrália e Tasmânia.
- *Pseudoerinna*: Paleártica: Japão; Neártica: EUA.
- *Ptiolina*: Paleártica: Europa e Japão; Neártica: EUA e Canadá; Oriental: Nepal.
- *Rhagina*: Oriental: sul da China e Indonésia.
- *Rhagio*: Paleártica: Europa, Japão, Líbano, Turquia, China, Norte da África, e Rússia, região Báltica; Neotropical: América do Sul, e México; Neártica: EUA e Alasca; Oriental: China, Índia, Indonésia, Japão, Malásia, Borneo, Mianmar, Filipinas, Sumatra, Taiwan.
- *Schizella*: Oriental: Filipinas.
- *Solomomyia*: Nova Guineana: Ilhas Salomão.
- *Spania*: Paleártica: Europa e Japão; Neártica: EUA.
- *Spaniopsis*: Australotropical: Austrália e Tasmânia.
- *Symphoromyia*: Paleártica: Europa, China, Uzbequistão, Rússia, região Báltica; Neártica: EUA e Canadá.

Família Athericidae

- *Atherix*: Paleártica: Europa, Japão, Rússia, Marrocos, e Algéria; Neotropical: Bolívia e Peru; Neártica: EUA e Canadá; Oriental: Nepal.
- *Atrichops*: Paleártica: Europa, Grécia, Turquia, e Japão; Afrotropical: Quênia; Neártica: Oligoceno dos EUA; Oriental: Tailândia.
- *Dasyomma*: Andina: Chile, Argentina; Australotropical: Austrália e Tasmânia.
- *Suragina*: Paleártica: Japão; Afrotropical: África do Sul; Afrotropical: Zimbábue, Moçambique, Uganda, Madagascar, Camarões, Nigéria, Congo; Neotropical: Norte do Brasil e México; Oriental: Mianmar, Índia, Vietnã, Malásia, Sri Lanka, Filipinas, China, Indonésia.

- *Suraginella*: Australotemperada: Austrália.
- *Xeritha*: Neotropical: Centro-Sul do Brasil.

Família Austroleptidae

- *Austroleptis*: Andina: Chile e Patagônia; Australotemperada: Austrália.

Família Oreoleptidae

- *Oreoleptis*: Neártica: Canadá.

Família Tabanidae

- *Chrysops*: Paleártica: Europa, Turquia, Algéria, Armênia, China, Japão, Rússia, Marrocos, Israel, Iraque, Tunísia; Afrotropical: Angola, Camarões, Moçambique, Zimbábue, Zaire, Zâmbia, Nigéria, Uganda, Sudão, Quênia, Madagascar; Afrotemperada: África do Sul; Neotropical: Argentina, Peru, Paraguai, Bolívia, Norte e Centro-Sul do Brasil, Venezuela, Colômbia, Trinidad, Uruguai, Suriname, Guiana, Costa Rica, Cuba, Equador, Guatemala, Honduras, Panamá, República Dominicana, México, Nicarágua; Neártica: EUA; Oriental: Malásia, Borneo, Mianmar, Ceilão, Índia, Java, Laos, Malásia, Filipinas, Sumatra, Camboja, China, Taiwan, Tailândia, Vietnã; Australotemperada: Austrália; Nova Guineana: Nova Guiné.
- *Esenbeckia*: Neotropical: Argentina, Paraguai, Bolívia, Norte e Centro-Sul do Brasil, Colômbia, Equador, Venezuela, Costa Rica, Peru, Guatemala, Honduras, México e Panamá.
- *Goniops*: Neártica: EUA e Canadá.
- *Haematopota*: Paleártica: Europa, Rússia, China, Coreia, Turquia, Marrocos, Algéria, Iraque, Irã, Tunísia; Afrotropical: todo o continente africano, com exceção de Madagascar; Neártica: EUA e Canadá; Oriental: Borneo, Sumatra, Tailândia, Camboja, Laos, Malásia, Vietnã, Ceilão, Índia, sul da China, Taiwan, Nepal, Indonésia, Mianmar, Paquistão, Filipinas e Sri Lanka.
- *Lepiselaga*: Neotropical: México, Argentina, Cuba, Jamaica e Porto Rico.
- *Leucotabanus*: Neotropical: Bolívia, Norte e Centro-sul do Brasil, Argentina, Colômbia, Costa Rica, Honduras, Panamá, Guiana, Trinidad, Equador, Suriname, Peru, México; Neártica: EUA.
- *Mesomyia*: Andina: Chile; Afrotropical: todo continente africano, incluindo Madagascar; Afrotemperada: África do Sul; Oriental: Indonésia; Australotropical: Norte da Austrália; Australotemperada: Austrália; Nova Guineana: Papua Nova Guiné.
- *Mycteromyia*: Andina: Argentina, Chile.
- *Pachyschelomyia*: Neotropical: Brasil, Argentina.
- *Phaeotabanus*: Neotropical: Norte e Centro-sul do Brasil, Colômbia, Costa Rica, Panamá, México, Peru, Suriname, Guiana, Trinidad e Venezuela.
- *Phylipotabanus*: Neotropical: Brasil, Honduras, Colômbia, Peru, Costa Rica, Panamá, Equador, Bolívia, México, Venezuela, Guiana e Suriname.

- *Philoliche*: Afrotropical: todo continente africano (excluindo Madagascar) e Omã (Península Arábica); Afrotropical: África do Sul; Oriental: Nepal, Índia, Tibet, Ceilão, Indonésia; Nova Guineana: Nova Caledônia.
- *Pilimas*: Paleártica: Europa e Irã; Neártica: EUA e Canadá.
- *Pityocera*: Neotropical: Norte e Centro-Sul do Brasil, Bolívia, Equador, Panamá, Equador, Suriname, Guiana, Colômbia; Andina: Chile.
- *Poeciloderas*: Neotropical: Argentina, Uruguai, Bolívia, Sul do Brasil, Paraguai, Colômbia, México, Peru.
- *Protodasyapha*: Andina: Chile.
- *Protosilvius*: Neotropical: Sul do Brasil.
- *Pseudoacanthocera*: Neotropical: Norte e Centro-Sul do Brasil, Colômbia, Argentina e Paraguai.
- *Scaptia*: Neotropical: Bolívia, Sul do Brasil; Andina: Argentina, Chile, Peru; Australotemperada: Austrália, Tasmânia; Neozelandesa: Nova Zelândia; Nova Guineana: Nova Guiné; Oriental: Indonésia.
- *Scione*: Neotropical: Bolívia, Peru, Sul do Brasil, Colômbia, Equador, Venezuela, Costa Rica, Panamá, México, Honduras.
- *Selasoma*: Neotropical: México, Argentina.
- *Spilotabanus*: Neotropical: Colômbia e Equador.
- *Stenotabanus*: Neotropical: Argentina, Bolívia, Norte e Centro-sul do Brasil, Colômbia, Equador, Costa Rica, Peru, Venezuela, Panamá, Cuba, Jamaica, Ilhas Caimã, Bahamas, República Dominicana, Guatemala, Haiti, México, Jamaica, Porto Rico, Ilhas Virgens, Antígua, Trinidad, Granadas; Neártica: EUA.
- *Stonemyia*: Paleártica: Japão, Turquia e Irã; Neártica: EUA e Canadá.
- *Tabanus*: presente em todas as regiões exceto na Neozelandesa.

Nas análises biogeográficas, por vezes foi necessário modificar alguns dos componentes da classificação de Morrone (2002b), devido a limitações da capacidade computacional do software COMPONENT 1.5 (Page, 1989). Manteve-se, no entanto, a divisão da América do Sul nos seus dois componentes reconhecidos. Essas mudanças serão detalhadas a seguir.

Biogeografia cladística

Uma análise biogeográfica cladística compreende quatro etapas, que podem ser sintetizadas da seguinte forma (modificado de Morrone & Carpenter, 1994):

- (1) construção de cladogramas de táxons-áreas (ou áreagramas) a partir de cladogramas taxonômicos;
- (2) conversão desses cladogramas de táxons-áreas em cladogramas de área resolvidos;

- (3) derivação de cladogramas gerais de áreas;
- (4) obtenção das causas dos eventos gerais.

O primeiro passo é trivial para a análise. Os cladogramas de táxons-áreas são obtidos a partir da substituição do nome dos táxons terminais pelo nome da área (ou áreas) em que o táxon ocorre.

A conversão dos cladogramas de táxons-áreas em cladogramas de áreas totalmente resolvidos também seria uma operação trivial se cada táxon terminal estivesse distribuído em apenas uma área e se em cada área se distribuísse apenas um táxon. Dessa forma, posteriormente à substituição dos nomes dos táxons pelos nomes das áreas, os áreogramas obtidos já seriam cladogramas gerais de área. No entanto, como discutido no capítulo 5, a interpretação biogeográfica é dificultada pela presença de ambigüidades, que impedem que padrões comuns sejam identificados. Nos casos em que aparecem incongruências, os cladogramas de táxons-áreas devem ser convertidos nos chamados cladogramas resolvidos de área. Das propostas existentes para essa conversão, serão utilizadas os pressupostos biogeográficos 0 (Zandee & Roos, 1987), 1 e 2 (Nelson & Platnick, 1981), discutidos no capítulo 5, e as sub-árvores livres de paralogia (Nelson & Ladiges, 1996, 2003), que podem extrair informações não-ambíguas de cladogramas de áreas complexos, resumindo-as em sub-árvores sem redundância.

A partir da informação contida nos cladogramas de táxons-áreas ou nos cladogramas resolvidos de áreas, cladogramas gerais de áreas são derivados. Nesse ponto, os métodos da biogeografia cladística diferem, em maior ou menor grau. Os métodos utilizados no presente trabalho para as análises biogeográficas derivam cladogramas gerais de áreas de duas maneiras:

- (a) a partir da intersecção dos cladogramas de táxons-áreas e/ou dos diferentes conjuntos de cladogramas de áreas resolvidos. Para tanto, são procurados os áreogramas (se existir algum) compartilhados por esses conjuntos. Se essa intersecção for vazia, ou se tiver múltiplos áreogramas, pode-se calcular uma árvore de consenso na tentativa de se obter uma hipótese que explique as relações biogeográficas comuns a todos os grupos taxonômicos considerados. Em linhas gerais, essas são as premissas da análise de componentes (Nelson & Platnick, 1981; Nelson, 1984; Page, 1988).
- (b) análise de parcimônia dos cladogramas de táxons-áreas. O método comumente utilizado é o da Análise de Parcimônia de Brooks (BPA) (Wiley, 1986, 1988a, 1988b; Brooks, 1985, 1990; Brooks *et al.*, 2001, 2004), que parte do pressuposto 0, mas trata áreas ausentes como não-informativas ao invés de primitivamente ausentes. O procedimento consiste em construir matrizes de dados (áreas *versus* componentes), a partir dos cladogramas de táxons-áreas, e analisa-las sob parcimônia de Wagner.

As análises biogeográficas

Inicialmente, os táxons terminais de *Tabanomorpha s.s.* (Figura 7) foram substituídos pelas áreas em que eles ocorrem, tanto levando em consideração os esquemas bioeográficos tradicionais (Figura 18), quanto a nova classificação proposta por Morrone (2002b) (Figura 19).

As análises de parcimônia de Brooks (BPA) foram realizadas no PAUP (Swofford, 1998), após as matrizes terem sido construídas no NEXUS (Page, 2001). No total, foram feitas três BPA (primários) com os dados de distribuição de *Tabanomorpha s.s.* tratados de diferentes formas, descritas a seguir.

Em um primeiro momento, foi executado um BPA com as distribuições dos táxons segundo as regiões biogeográficas tradicionalmente consideradas desde Wallace (1876): regiões Neártica, Paleártica, Neotropical, Afrotropical, Oriental e Australiana. A matriz de ausência / presença, construída para a análise, está apresentada na Figura 20A. Os três resultados igualmente mais parcimoniosos desse BPA estão na Figura 21, e a árvores de consenso de maioria, na Figura 22.

Outra matriz de ausência / presença foi construída com base na distribuição dos *Tabanomorpha* por sobre uma versão modificada das regiões biogeográficas de Morrone (2002). Aqui, foram desconsideradas as regiões Antártica (que não apresentava nenhum táxon endêmico) e agrupadas em um único componentes as regiões Neozelandesa, Nova Guineana e Australotemperada (reunidas sob o nome Australotemperada) (Figura 20B). Da análise de parcimônia de Brooks, resultaram cinco árvores igualmente mais parcimoniosas. As árvores de consenso estrito e consenso de maioria estão apresentadas na Figura 23.

Essa mesma distribuição foi utilizada em uma análise de sub-árvores livres de paralogia a partir do pacote Nelson05 (Cao & Ducasse, 2005), no software TTSBIOG (o protocolo de entrada de dados está apresentado na Figura 24), que resultou em 10 sub-árvores informativas (Figura 25). O programa não trata as paralogias internas de cada componente, apenas retira os componentes parálogos do cladograma geral. Cada uma das 10 árvores (Figuras 26 e 27) foi transformada em uma matriz de ausência / presença que, uma vez agrupadas, resultaram em uma matriz utilizada no terceiro BPA realizado (Figura 20C). A análise gerou três árvores igualmente mais parcimoniosas e seus consensos estrito e de maioria estão apresentados na Figura 28.

O pacote COMPONENT 1.5. (Page, 1989) foi utilizado para a análise de componentes. No COMPONENT 1.5, conjuntos de cladogramas de áreas resolvidos são obtidos através da opção BUILD – onde são escolhidos os pressupostos biogeográficos 0, 1 ou 2. A intersecção desses conjuntos de cladogramas foi feita com a opção SHARED, e os cladogramas de consenso (estrito, de maioria, e de Nelson), através da opção CONSENSUS. O inconveniente do COMPONENT 1.5 (que não foi modificado na versão posterior, 2.0, não utilizada no presente trabalho) é que os arquivos de entrada devem seguir um determinado padrão, não exatamente trivial (exemplificado na Figura 29), além do fato de o software não funcionar em plataformas Windows mais recentes, já que demanda a existência de MS-DOS. A versão 2.0 do COMPONENT (Page, 1993) funciona sob Windows, mas sua aplicação não é tão direta quanto à da versão anterior do programa. Foram realizadas três análises de componentes, sob os três diferentes pressupostos biogeográficos (A0, A1 e A2) com os dados de distribuição de *Tabanomorpha* tratados de diferentes formas. Para todas as árvores, foram calculados os consensos estrito, de maioria e de Nelson.

Inicialmente, a filogenia dos Tabanomorpha *s.s.* com as áreas de distribuição de todos os táxons baseadas nas regiões tradicionais foi utilizada em uma análise de componentes sob A0, A1 e A2. Sob A0, a análise resultou em apenas uma árvore (Figura 31); sob A1, 35 árvores igualmente mais parcimoniosas resultaram da análise (Figura 30), com seus consensos apresentados na Figura 32. Como o programa é limitado quanto ao número de árvores armazenadas, antes da análise sob A2, foi necessário dividir a filogenia de Tabanomorpha *s.s.* em seis filogenias menores, que foram analisadas separadamente. A partir desses resultados, foram buscadas as árvores em comum. As sete árvores igualmente mais parcimoniosas encontradas sob A2 estão apresentadas na Figura 33 e seus consensos na Figura 34.

Como comentado acima, a capacidade de análise do COMPONENT 1.5 (Page, 1989) é relativamente pequena, o que demandou alguns ajustes nos arquivos de entrada para as análises subsequentes. Uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b) também foi utilizada nesse sentido, com as regiões Neozelandesa e Nova Guineana reunidas à Australotemperada, e as regiões Afrotemperada e Afrotropical também agrupadas. Isso pode gerar ruído na análise, uma vez que agrupa componentes talvez não diretamente relacionados (especialmente quando considera a região Afrotropical como uma entidade biogeográfica única), mas foi necessário para permitir que as análises se processassem. As análises sob A0 resultaram em três árvores com o menor número de passos, apresentadas na Figura 35, e seus consensos na Figura 36; sob A1, nove árvores igualmente mais parcimoniosas, apresentadas na Figura 37, com seus consensos na Figura 39. Como na primeira análise, para executar o COMPONENT sob A2, foi preciso dividir os Tabanomorpha *s.s.* e, uma vez analisadas cada uma das filogenias das famílias em separado, buscar os cladogramas de área comuns. Com A2, resultaram quatro árvores igualmente mais parcimoniosas (Figura 38), com seus consensos apresentados na Figura 40.

As sub-árvores livres de paralogia, obtidas com Nelson05 (Cao & Ducasse, 2005) (Figura 25), também foram utilizadas no COMPONENT 1.5 (Page, 1989). Sob A0 e A2, apenas uma árvore mais parcimoniosa resultou da análise (respectivamente nas Figuras 41A e 41B). Sob A1, resultaram 15 árvores com o menor número de passos (Figura 42). O consenso dessas topologias (estrito, de maioria e de Nelson foram iguais) está apresentado na Figura 43.

Cladogramas de área

O objetivo de qualquer estudo biogeográfico cladístico é obtenção de um único cladograma de áreas completamente resolvido, que reconstrua fidedignamente o padrão geral de disjunções das áreas consideradas e permita que eventos adicionais sejam propostos para explicar os ruídos biogeográficos, fontes das ambigüidades. São essas incongruências que levam a resultados diferentes quando diferentes métodos são utilizados. Como ainda não existe uma maneira não arbitrária de se considerar um método sempre superior a outro com base apenas nos resultados obtidos, pode-se

comparar os cladogramas de áreas com hipóteses alternativas, sejam elas derivadas de estudos com outros grupos taxonômicos ou baseadas em classes de dados diferentes, como a geologia. Em linhas gerais, o número de cladogramas de área produzidos e seu grau de resolução variam consideravelmente conforme o método utilizado (como pode ser visto nas Figuras 22–43).

O grupo utilizado para as análises biogeográficas neste trabalho, os *Tabanomorpha s.s.*, tem uma grande quantidade de gêneros, muitos deles de ampla distribuição. A infraordem provavelmente se originou antes da quebra da Pangea (como será comentado abaixo), o que demanda um estudo em nível mundial das relações entre as áreas habitadas pelos seus subgrupos. Essa tarefa é ainda mais dificultada pela grande quantidade de eventos de dispersão, extinções, expansões secundárias de distribuição e possíveis falhas em eventos de vicariância que ocorreram nos *ca.* de 240 milhões de anos de história evolutiva do grupo. Em suma, apesar da necessidade de um esquema biogeográfico único para todos os organismos, que possa funcionar como um sistema geral de referência, a obtenção de uma única hipótese para as relações entre as áreas onde os *Tabanomorpha s.s.* se distribuem é uma tarefa complexa e, portanto, seus resultados devem ser vistos com cuidado. A inexistência de uma hipótese comum única, no entanto, não impossibilita que alguns dos componentes constantes nessas hipóteses oriundas das análises biogeográficas com sub-árvores, BPA e análises de componentes sejam comparados e discutidos com base na literatura. A principal hipótese geológica utilizada nesse sentido é a apresentada por Sanmartin & Ronquist (2004).

A presença de dois componentes principais, Laurásia e Gondwana, dá-se em muitos dos cladogramas de área obtidos. Apesar dessa disjunção parecer um tanto óbvia, presente desde as primeiras análises biogeográficas cladísticas (Schuh & Stonedahl, 1986), ainda há questionamentos na literatura quanto à real existência de um componente gondwânico (McGlone, 2005). Entretanto, alguns dos resultados encontrados aqui não são congruentes com a quebra do super-continente pangéico em duas grandes massas de terra (como pode ser visto, por exemplo, nas Figuras 23, 28, 31, 32 e 34). Aqui, cabe a comparação com um critério externo. Se a hipótese geológica servir como parâmetro, assim como outros estudos biogeográficos feitos no âmbito da cladística, há pouco suporte para essas topologias em que não aparece a divisão entre o domínio Holártico e a Gondwana.

Em várias dos cladogramas de áreas obtidos, aparece um componente formado pelas regiões Paleártica, Neártica e Oriental (Figuras 21, 22, 28, 31, 35). A despeito dos seus elementos bióticos tipicamente tropicais, a região Oriental tem sido posicionada em reconstruções paleogeográficas como parte da Laurásia (Morrone, 2002b). Esse é um padrão que se repete em especialmente em alguns dos resultados dos BPA, contrariando Schuh & Stonedahl (1986), Amorim & Tozzoni (1994), Sanmartin & Ronquist (2004), entre outros. No entanto, a presença de muitos táxons compartilhados entre as áreas da Laurásia e a região Oriental pode ser causada por eventos de dispersão, que nem sempre são reconhecidos em BPAs, uma vez que esse método se baseia no pressuposto 0 (A0), que considera a vicariância como explicação de primeira ordem. Outra explicação possível pode ser a ocorrência de múltiplos eventos de expansão secundária da área de distribuição dos táxons

compartilhados por essas regiões. A análise de componentes baseada nas sub-árvores da figura 25 sob A1 corrobora a relação próxima entre as faunas Neotropical, Andina e Australiana e entre a fauna Afrotropical e a Oriental (especialmente em algumas das topologias apresentadas na Figura 42).

A relação de grupo-irmão entre as regiões Neotropical (independentemente da possível origem composta da América do Sul) e Australiana também aparece várias vezes entre os cladogramas de área obtidos, tanto nos BPAs quanto nas análises de componentes. Quando as áreas consideradas se aproximam do esquema de regiões biogeográficas de Morrone (2002b), com a região Neotropical dividida em dois componentes, Andino e (propriamente) Neotropical, muitas das hipóteses reconstróem a maior proximidade entre a região Andina e o componente Australotemperado (Figuras 23, 35, 36, 37, 42), como proposto por Crisci *et al.* (1991), Amorim & Tozzoni (1994), Amorim *et al.* (em preparação) e outros – e sugerido anteriormente por Brundin (1966), sem um contexto biogeográfico cladístico. A relação entre alguns dos elementos gondwânicos circum-tropicais (do domínio Holotropical) e circum-antárticos (temperados ou do domínio Austral) é constante em vários dos cladogramas de área, especialmente nos resultados das várias análises de componentes. Os resultados das análises de componentes com a distribuição dos *Tabanomorpha s.s.* plotada sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b) (especialmente sob A2, como na Figura 38) são os que mais se assemelham a algumas das reconstruções das relações para o Hemisfério Sul, como sintetizadas por Sanmartin & Ronquist (2004) – um dos cladogramas de área foi sobreposto ao mapa com as regiões biogeográficas (Figura 44). No entanto, a limitação da capacidade de armazenamento do software pode ter impedido uma melhor resolução. Na árvore de consenso da Figura 40B, aparece um componente formado pelas regiões Neotropical, Andina, Afrotropical e Australiana. As relações entre essas áreas, no entanto, não correspondem a algumas das hipóteses da literatura, *e.g.* Crisci *et al.* (2001) e Amorim & Tozzoni (1994), o que pode ser explicado pela natureza composta dessas regiões. A região tradicionalmente considerada como Afrotropical corresponde à composição de uma área tropical e uma área temperada, esta última provavelmente associada a um componente Australotemperado e a um componente andino, enquanto a primeira estaria relacionada com as áreas do Centro-Norte da região Neotropical. No entanto, pelas limitações do software COMPONENT 1.5 (Page, 1989), foi necessário reduzir o número de áreas terminais para apenas sete – o máximo que o programa aceita sem problemas na sua execução – o que obscureceu parte das relações biogeográficas das áreas gondwânicas.

Uma solução para as limitações do COMPONENT 1.5 (Page, 1989) talvez seja a divisão de análises biogeográficas muito amplas em componentes menores e, posteriormente, a reunião das várias hipóteses obtidas em uma única árvore, que procure reconstruir todos os padrões comuns de relação entre as áreas de interesse. Para tanto, seriam necessário estudos filogenéticos ao nível específico pelo menos dentro de alguns grupos de distribuição ampla, o que está fora do escopo do presente trabalho, mas que traria um aumento considerável no grau de resolução dos cladogramas de

área. Apesar disso, a fusão de diversas sub-árvores em um único cladograma geral de áreas, que procurasse representar as relações biogeográficas de todos os Tabanomorpha s.s., seria uma solução de compromisso. Mesmo sem uma hipótese única para os Tabanomorpha s.s., são cabíveis alguns comentários biogeográficos sobre alguns subgrupos dentro da infraordem, juntamente com algumas sugestões para estudos futuros.

Registro fóssil e a distribuição dos Tabanomorpha

O fóssil considerado mais antigo para os Tabanomorpha, o ragonídeo *Gallia alsatica* (Krzeminski & Krzeminska, 2003), data do Triássico Inferior / Médio (cerca de 240 milhões de anos atrás). Como é sabido, o registro fóssil é uma grande fonte de evidências para reconstruções biogeográficas (Amorim & Silva, 2002; Amorim *et al.*, 2006; Amorim *et al.*, em preparação) e, quando combinado a reconstruções geológicas, permite a obtenção de um quadro plausível sobre a história evolutiva dos grupos no espaço. Algumas reconstruções recentes do cenário geológico do planeta desde o Paleozóico – para detalhes, ver McLoughlin (2001) e Sanmartin & Ronquist (2004) – apontam para 180–160 m.a. como idade do início da fragmentação do super-contidente Pangea. Assim, parece evidente que houve alguma diversificação do *crown-group* de Tabanomorpha na Pangea, com uma posterior radiação da infraordem após a quebra da Pangea no continente setentrional Laurásia e no continente austral Gondwana, que provavelmente se deu no Jurássico, entre 165–150 m.a. atrás.

Entre os Tabanomorpha, as famílias Rhagionidae (Tabela 2), Athericidae (Tabela 3) e Tabanidae (Tabela 4) são amplamente distribuídas, com espécies descritas para todas as regiões biogeográficas (Nagatomi, 1982a). Entre os grupos tradicionalmente considerados dentro da infraordem, os Vermileonidae (aqui posicionados na infraordem Vermileonomorpha) têm sua maior diversidade na região Afrotropical, com algumas espécies descritas para a região Paleártica, Oriental e Neártica, e três espécies na região Neotropical, do México e América Central.

Apesar das incertezas quanto ao monofiletismo dos Rhagionidae, uma origem antiga para o grupo parece bem corroborada, não apenas devido à ampla distribuição dos seus gêneros mais diversos (*Chrysopilus* e *Rhagio*) – o que suportaria uma origem pangéica consistente com o paradigma vicariancista –, mas também pela existência de fósseis do grupo do Triássico e especialmente do Jurássico (Evenhuis, 1994; Mostovski, 2000; Zhang *et al.*, 2006). No entanto, é comum a existência de certo grau de conflito entre o reconhecimento das áreas de distribuição, que frequentemente sugerem origem antiga para os clados, e a inexistência de fósseis conhecidos com idades compatíveis com tais proposições. O gênero *Chrysopilus* é um exemplo. Os registros mais antigos do gênero são fósseis de compressão do Eoceno / Oligoceno da Inglaterra e fósseis em âmbar Báltico do Eoceno / Oligoceno (Evenhuis, 1994). Baseado na ampla distribuição do gênero e na diversificação de gêneros de ragonídeos do Jurássico, Nagatomi (1982a) defendeu uma origem bem

mais antiga para *Chrysopilus* do que aquela sugerida pelo registro fossilífero, talvez no Jurássico Médio, quando a quebra do único super-continente ainda não havia começado. Essa posição foi posteriormente seguida por Amorim & Silva (2002) e Yeates (2002). A partir da impressão de uma única asa, Mostovski *et al.* (2003) redescobriram uma espécie de ragonídeo do Cretáceo Inferior, *Simulidium priscum* Westwood, apontando para a evidente semelhança entre o fóssil e espécies recentes de *Chrysopilus*. A única diferença notada pelos autores foi na forma da veia R_{2+3} – veia extremamente variável entre espécies de *Chrysopilus* (Santos & Amorim, 2007a). Não obstante, dentre os Tabanomorpha, a posição e forma das veias alares é bastante conservada, o que permitiria que a asa de *Simulidium* fosse confortavelmente imputada a outro gênero, empurrando sua origem para, pelo menos, o limite inferior do Cretáceo.

Entre os Rhagionidae, a distribuição de alguns gêneros sugere uma origem laurásiana, após a primeira quebra da Pangea. *Bolbomyia*, *Glutops*, *Pseudoerinna*, *Symphoromyia* e *Spania* têm espécies descritas apenas para as regiões Paleártica e Neártica. A distribuição de *Arthroceras* e *Ptiolina* também está de acordo com esse padrão, mas ambos têm uma espécie descrita para a região Oriental – o que poderia representar uma distribuição típica da Laurásia ou um evento ulterior de dispersão. Não obstante, Cranston (2005) descreve os padrões dos táxons laurásianos como muitas vezes confusos, até mesmo desorganizados. Para ele, os padrões presentes no hemisfério norte tendem a ser complexos e difíceis de interpretar, e uma perspectiva estritamente vicariancista pode não ser suficiente para compreendê-los. O fato de *Bolbomyia* e *Symphoromyia* terem fósseis do Eoceno / Oligoceno pode de alguma maneira sugerir uma origem mais recente para esses gêneros – como discutido acima para *Chrysopilus* – mas, *de novo*, a ausência de fósseis não deve ser tomada como evidência da inexistência de clados com origens anteriores à do fóssil mais antigo conhecido.

A infraordem Tabanomorpha também é uma boa fonte de dados para se compreender a distribuição de grupos gondwânicos em um cenário de vicariância como processo fundamental para a evolução no espaço. De acordo com de Jong (2003), se um táxon ocorreu na Gondwana antes de sua fragmentação, espera-se encontrar seus grupos-irmãos em fragmentos desse super-continente, *e.g.*, grupos australianos com grupos aparentados nas terras sul-americanas. De acordo com o paradigma vicariancista, grupos supostamente gondwânicos devem ter pelo menos a mesma idade das quebras do continente. Para ser considerado um grupo gondwânico, o táxon deve ser endêmico a alguma das áreas reconhecidas como parte da Gondwana (América do Sul, Austrália, Nova Zelândia, Nova Caledônia, Nova Guiné, Tasmânia, sul da África e, em alguns casos, Índia e arquipélagos asiáticos), deve ter uma relação de grupo-irmão com algum táxon endêmico a outro dos fragmentos da Gondwana que não o seu, e deve ser antigo o suficiente para ter respondido aos eventos de vicariância da deriva continental. Na verdade, o papel da vicariância e da dispersão na modelagem da distribuição dos grupos ditos gondwânicos ainda não está claro. Uma perspectiva alternativa sobre o problema, diferentemente da hipótese vicariancista estrita ou das hipóteses dispersionistas, combina as duas explicações: alguns grupos com distribuição austral realmente se originaram na Gondwana,

enquanto outros tiveram origem no Cretáceo e, vindos da Laurásia através de conexões com terrenos gondwânicos, ocuparam terrenos austrais da Gondwana e geraram falsos componentes gondwânicos. Essa nova perspectiva é corroborada por evidências provenientes de muitos grupos de plantas e animais (Amorim *et al.*, 2006; Amorim *et al.*, em preparação).

Como sugerido em outros termos por Nagatomi (1982a), dois gêneros de Rhagionidae têm distribuição circum-antártica: *Atherimorpha* (com 12 espécies afrotropicais, 21 espécies australianas e 15 espécies neotropicais) e *Pelecorhynchus* (31 espécies australianas e seis espécies neotropicais). A maior parte da diversidade de *Atherimorpha* está na região Australiana, com 14 espécies da Austrália – incluindo um fóssil do Cretáceo Inferior de Vitória – e sete espécies da Tasmânia. Na região Neotropical, o gênero encontra-se amplamente distribuído no Chile (12 espécies), com duas espécies na Argentina e uma espécie na Floresta Atlântica brasileira. Há ainda outras 12 espécies de *Atherimorpha* da África do Sul. Das 31 espécies de *Pelecorhynchus*, seis são endêmicas da Tasmânia e 25 distribuídas por toda Austrália. As espécies neotropicais do gênero são conhecidas para o Chile. Os Austroleptidae também apresentam distribuição tipicamente circum-antártica, com as espécies de *Austroleptis* descritas para a região Neotropical (cinco espécies para o Chile e Patagônia) e para a região Australiana (três espécies). A distribuição de *Atherimorpha*, *Pelecorhynchus* e *Austroleptis* corrobora a hipótese de similaridade faunística em terrenos gondwânicos temperados.

Também há alguns pontos interessantes sobre a distribuição dos Athericidae. Assim como Rhagionidae, a distribuição de alguns gêneros aponta para uma origem pangéica da família – *e.g.* *Suragina*, com espécies distribuídas em todas as regiões biogeográficas. A distribuição de *Atherix*, com 16 espécies descritas para a região Paleártica, três para a Neártica, duas para a Neotrópica e uma única espécie para a região Oriental, sugere uma origem muito antiga para o gênero, provavelmente também antes da fragmentação da Pangea, apesar seu do registro fóssil pobre, com apenas uma espécie do Oligoceno. *Atrichops* tem espécies descritas para o hemisfério Norte, com um registro de ocorrência na região Afrotropical. Se o gênero é Laurasiano, a espécie africana pode ser explicada como resultante de um evento individual de expansão da distribuição a partir de terrenos setentrionais, mas se a origem de *Atrichops* for ainda mais antiga, não é difícil supor que a diversidade do gênero ainda está subestimada. Nesse caso, seria de se esperar que a espécie afrotropical fosse irmã do restante do gênero, e não um subclado ligado ao grupo paleártico de *Atrichops*. *Dasyomma* é claramente parte do elemento gondwânico (Stuckenberg, 2000a). O gênero está distribuído nas regiões Australiana (11 espécies) e Neotropical (21 espécies). As 21 espécies neotropicais de *Dasyomma* foram descritas para o Chile (17 espécies) e Argentina (quatro espécies). Na região Australiana, as 11 espécies são conhecidas para a Austrália e Tasmânia. *Dasyomma* também corrobora a existência de um domínio faunístico Austral, com espécies distribuídas nas áreas temperadas austrais do planeta. Pode-se supor que outros dois gêneros de Athericidae, *Suraginella* e *Xeritha*, sejam, da mesma forma, parte do elemento gondwânico. *Suraginella* tem uma única espécie descrita para a Austrália (em Queensland), enquanto a única espécie de *Xeritha* é sul-americana (no

sudeste do território brasileiro). Ambos os gêneros compartilham muitos atributos morfológicos (apresentando, por exemplo, uma similaridade marcante no seu padrão de venação alar, assim como na cabeça e na terminália) e, se eles forem filogeneticamente próximos, um ancestral comum gondwânico pode ser hipotetizado. No entanto, a relação de grupo-irmão entre *Suraginella* e *Xeritha* não se verificou em nenhum dos cladogramas obtidos aqui (Figuras 2–7). Na hipótese filogenética sugerida pelo presente trabalho, aparece um clado contendo *Atrichops*, *Suraginella*, *Dasyomma* e *Xeritha*, os quais, juntos, compõem o grupo-irmão de *Atherix* – *Suragina*, o gênero mais amplamente distribuído da família, é o grupo-irmão desse clado maior. Isso aponta para uma provável origem pangéica para a família. O posicionamento do gênero *Atrichops*, no entanto, é problemático para a compreensão da história biogeográfica de Athericidae. Se o cenário geológico mais aceito atualmente (Sanmartin & Ronquist, 2004) estiver correto, em seguida à fragmentação inicial da Pangea teriam se originado *Dasyomma*, *Suraginella* e *Xeritha*.

Vale dizer que, seguindo uma reconstrução alternativa para a fragmentação da Gondwana, proposta recentemente por McCarthy *et al.* (2007), os padrões apresentados por *Pelecorynchus*, *Austroleptis* e *Dasyomma* não deveriam ser considerados circum-antárticos e sim trans-pacíficos. Para tal modelo, a seqüência da quebra da Pangea é diferente do modelo ortodoxo, com a porção ocidental da América do Sul permanecendo conectada à região Australiana – notadamente à Nova Zelândia – por um tempo após a separação da Antártida e da região Afrotropical dos outros terrenos gondwânicos. Não obstante, *Atherimorpha*, com representantes no sul da África, é mais tipicamente um grupo gondwânico.

Stuckenberg (2000b, 2002, 2003) fez algumas importantes discussões sobre a biogeografia dos Vermileonomorpha (Tabela 5), especialmente sobre as relações entre espécies africanas, mas sem aplicar nenhum método biogeográfico analítico. Como esse clado tem sido tradicionalmente relacionado com os Tabanomorpha (muitas vezes incluído nessa infraordem), alguns comentários sobre sua distribuição são pertinentes aqui. Stuckenberg reconheceu dois grandes grupos de vermilionídeos, um de gêneros Laurasianos (composto por *Vermileo*, *Vermiophis*, *Vermitigris* e todas as espécies neárticas da família) e um de gêneros africanos (*Alhajarmyia*, *Lampromyia*, *Leptynoma*, *Vermilyn*, *Namaquamya*, *Vermipardus* e *Isalomyia*). De fato, a divisão de Stuckenberg não é tão acurada. A distribuição de *Vermileo* extrapola os territórios do Norte, com espécies ocorrendo também nas regiões Afrotropical e Neotropical, o que poderia apontar para uma origem mais antiga para o gênero, antes do surgimento da Laurásia a partir da quebra da Pangea. A distribuição do gênero no norte da região Neotropical, no entanto, pode ser explicada por eventos de dispersão a partir da Neártica, visto que as espécies encontradas no México e na América Central formam um contínuo de distribuição com as espécies neárticas. Algumas dos gêneros endêmicos para a região Afrotropical, segundo Stuckenberg (2000b, 2002, 2003), têm espécies descritas também para a região Paleártica, como *Lampromyia* e *Leptynoma*, o que não invalida a possível existência de um grupo africano de vermilionídeos, já que a distribuição paleártica desses dois gêneros restringe-se ao

sul da Europa e às áreas ao norte do continente africano, tornando plausível invocar expansão secundária de distribuição para explicar a distribuição atual desses gêneros, se considerada a hipótese geológica ortodoxa para as disjunções das regiões biogeográficas (Sanmartin & Ronquist, 2004).

A maior família de Tabanomorpha é Tabanidae, com mais de 4300 espécies em *ca.* de 148 gêneros (Thompson, 2007). De acordo com a sua distribuição e com o registro fóssilífero (com espécies descritas para o Jurássico e o Cretáceo), pode-se reconstruir alguns possíveis cenários sobre a origem e evolução biogeográfica dos gêneros da família. A maior diversidade de Tabanidae encontra-se na região Neotropical, com *ca.* de 1100 espécies em 65 gêneros (Fairchild & Burger, 1994). Apesar de os fósseis mais antigos datarem do Jurássico Superior – quando a Laurásia e a Gondwana provavelmente já se encontravam separadas –, a ampla distribuição de quatro gêneros sugere uma origem ainda mais antiga para a família, na Pangea: *Chrysops* (com 290 espécies descritas) e *Tabanus* (*ca.* de 1300 espécies) são encontrados em todas as regiões biogeográficas; *Hybomitra* (237 espécies) só não tem registros de ocorrência para a região australiana; e *Haematopota* (545 espécies) está ausente apenas na região Neotropical. O gênero *Atylotus* tem espécies descritas para as regiões Paleártica (40 espécies), Neártica (14), Oriental (7), Afrotropical (13) e Neotropical (1), o que também sugere uma origem pangéica, com extinção na região australiana, apesar de a espécie neotropical ser do norte do México (o que pode significar origem neártica seguida de expansão mais recente de sua distribuição).

Dentre os Tabanidae, a distribuição atual de alguns gêneros sugere origens gondwânicas: *Cydistomyia* (23 espécies na região Oriental, 19 espécies afrotropicais, e 87 australianas), *Dasybasis* (83 espécies na região Australiana e 84 espécies neotropicais), *Mesomyia* (35 espécies na região Afrotropical, 19 espécies australianas e uma espécie na Neotropical), *Philoliche* (111 espécies afrotropicais, quatro australianas, sete orientais e uma espécie descrita para a região Neártica), *Pseudotabanus* (20 espécies australianas e três neotropicais), e *Caete* Walker (88 espécies na região Australiana e 25 espécies neotropicais). Outros dois gêneros podem se encaixar nesse modelo, mas estão ausentes em alguns dos terrenos ditos gondwânicos e, portanto, sua distribuição pode ser efeito de eventos mais recentes (de vicariância, expansão secundária ou dispersão aleatória, não-direcional): *Lissimas* (cinco espécies na região Australiana e três na região Oriental) e *Thaumastocera* (três espécies afrotropicais e uma oriental). Se considerado o modelo alternativo de reconstrução da fragmentação da Gondwana proposto por McCarthy *et al.* (2007), as distribuições de *Dasybasis*, *Pseudotabanus* e *Scaptia* são tipicamente trans-pacíficas. Os *Dasybasis* neotropicais são encontrados em sua maioria no sudoeste da América do Sul (concentrados no Chile e Argentina), enquanto que as espécies australianas foram descritas para a Tasmânia (13 espécies), Nova Caledônia (11), Nova Zelândia (10), Papua Nova Guiné (3) e Austrália (46). *Pseudotabanus* é encontrado no Chile (três espécies) e na Austrália (20 espécies). *Scaptia* tem espécies neotropicais no Chile (16), Peru (1), Argentina (1), Bolívia (1) e Brasil (6), e 71 espécies na região Australiana (71 da Austrália, sete da Indonésia, seis da Nova Zelândia e quatro da Nova Guiné). Pelo modelo ortodoxo, a distribuição

desses gêneros corrobora a conexão entre as faunas das áreas temperadas no domínio Austral (Morrone, 2002b).

O gênero *Stonemyia*, de distribuição holártica, com espécies descritas para as regiões Paleártica (5) e Neártica (6), provavelmente surgiu após a quebra da Pangea, na Laurásia. Os gêneros *Isshikia*, *Nemoriusi* e *Gressittia*, presentes tanto na região Paleártica quanto na Oriental, também provavelmente são mais recentes, tendo surgido após a separação da América do Norte da Europa (Euramérica / Asiamérica). Mais uma vez, valem as palavras de Cranston (2005) sobre distribuições laurásicas e tais padrões devem ser vistos com ressalvas.

Há alguns casos em Tabanidae de gêneros com espécies descritas tanto para a região Neotropical quanto para a Neártica e que podem ser explicados por expansão mais recente a partir de uma distribuição original mais restrita: *Apatolestes*, *Bolbodimyia*, *Chlorotabanus*, *Diachlorus*, *Dichelacera*, *Esenbeckia*, *Leucotabanus* e *Stenotabanus*. Das 15 espécies de *Apatolestes*, 14 são neárticas e uma foi descrita para o México (Baja Califórnia), no limite entre as regiões Neártica e Neotropical. Para os outros gêneros, o padrão é basicamente o mesmo, mas com a maior diversidade de espécies na região Neotropical (amplamente distribuídas na América do Sul e América Central) com extensões para a região Neártica, no sul dos Estados Unidos.

Há ainda muito a se fazer para uma ampla compreensão da evolução biogeográfica dos Tabanomorpha. A infraordem é amplamente disseminada, com alguns gêneros distribuídos por todas as regiões biogeográficas (e.g. *Chrysopilus*, entre os Rhagionidae, *Tabanus* e *Chrysops*, entre os Tabanidae). Como dito anteriormente, a distribuição atual de alguns Tabanomorpha sugere uma origem muito antiga para o grupo, quando a Pangea ainda não havia se fragmentado, mas o número de táxons extintos conhecidos para o Triássico é bastante limitado. De fato, algumas das distribuições “pangéicas” atuais podem refletir apenas os efeitos de dispersões intra-hemisféricas estocásticas subsequentes, dispersões trans-continentais ou expansões recentes na distribuição dos grupos. Deve ficar claro, no entanto, que a biogeografia histórica não lida com apenas um processo – a vicariância – como causador de disjunções biogeográficas. Essa é uma perspectiva ingênua, apesar de consideravelmente influente, como fica patente em um recente trabalho de Briggs (2007).

A evolução de Diptera inegavelmente deu-se na Pangea até certo grau, que ainda não está bem delimitado, o que significa que algum nível de dispersão (mesmo intercontinental, apesar de aparentemente improvável) é necessário para explicar as distribuições atuais. Os dados paleontológicos também são outra fonte de conflito. Como assinalado por Amorim & Silva (2002) e Cranston (2005), as restrições do registro fóssilífero não devem impossibilitar a reconstrução biogeográfica de nenhum grupo, mas o uso de ferramentas filogenéticas é indispensável para esse fim. Quanto aos Tabanomorpha, a grande quantidade de gêneros e espécies descritas torna a reconstrução da infraordem uma tarefa árdua, que demanda soluções que passam pelas limitações de algum tipo de amostragem taxonômica – o que foi feito no presente trabalho. Não obstante, é possível que a inclusão de novos gêneros, especialmente na muito diversa família Tabanidae, altere

alguns dos componentes biogeográficos encontrados, talvez eliminando falsos componentes que porventura tenham se originado na análise. De qualquer maneira, o problema deve ser encarado dentro de uma perspectiva filogenética (Santos & Amorim, 2007b), uma vez que filogenias são poderosas ferramentas para a extração da informação biogeográfica.

Conclusões

“... todas as metodologias, mesmo as mais óbvias, têm seus limites...”
Feyerabend (1993:231)

Sobre os Tabanomorpha

O presente trabalho corresponde ao estudo mais amplo das relações filogenéticas entre os subgrupos da infraordem Tabanomorpha até o presente momento. A definição de Tabanomorpha *sensu stricto* proposta aqui combina a classificação dos Homeodactyla feita por Stuckenberg (2001) com proposições mais tradicionais baseadas em análises bastante sólidas, morfológicas, mas sem um arcabouço cladístico (Nagatomi & Saigusa, 1970; Nagatomi, 1982b). Da infraordem, são excluídas as famílias Vermileonidae (considerada uma outra infraordem, Vermileonomorpha) e os gêneros antes posicionados entre os “Xylophagomorpha”. Em Tabanomorpha *s.s.* estão posicionadas as famílias Austroleptidae, Rhagionidae, Oreoleptidae, Athericidae e Tabanidae.

A família Austroleptidae é grupo-irmão dos demais Tabanomorpha *s.s.*, fora de Rhagionidae, e não há – como ficava sugerido na comparação das terminálias femininas apresentada por Santos (2006) – sustentação para os Spaniidae *sensu* Stuckenberg (2001), uma vez que alguns dos caracteres considerados autapomorfias dessa família estão presentes em outros gêneros de Rhagionidae. A definição de Rhagionidae ainda carece de sinapomorfias consistentes, uma vez que os caracteres que aparecem na família têm níveis variados de homoplasia. Também não há suporte para a família Pelecorhynchidae, reforçando a perspectiva de Nagatomi (1982b, 1992), Stuckenberg (2001) e Santos (2006) de que *Pelecorhynchus* é um gênero de Rhagionidae. Assim como na literatura, houve na análise realizada grande suporte morfológico para o clado formado por Athericidae + Tabanidae, bem como para o posicionamento dos Oreoleptidae como grupo-irmão de Athericidae + Tabanidae, corroborando a hipótese de Zloty *et al.* (2005).

Embora este estudo represente um avanço significativo para a compreensão das relações entre as famílias da Tabanomorpha, a amostragem de gêneros, especialmente em Tabanidae, ainda é limitada, o que levanta questões filogenéticas e biogeográficas adicionais. A investigação mais aprofundada desses pontos é imprescindível para o estabelecimento de uma classificação filogenética mais robusta dos Tabanomorpha. Dentre algumas das questões filogenéticas, pode-se destacar: (1) relação entre os Tabanomorpha e os Vermileonomorpha, e a posição desses dois grupos dentro de Brachycera; (2) confirmação do monofiletismo de Rhagionidae; e o (3) efeito do aumento da

amostragem taxonômica, especialmente em Tabanidae, e do acréscimo de novas classes de dados (como escleritos torácicos, caracteres larvais e dados de grupos fósseis), nas relações entre os subgrupos de Tabanomorpha. Essa melhor solução das relações internas da infraordem Tabanomorpha, além de valiosa como reconstrução filogenética *per se*, também ajudará a esclarecer questões biogeográficas, tanto metodológicas quanto de reconstrução e aplicação em estudos de diversidade e conservação.

Sobre métodos em biogeografia

Como apontam Morrone & Carpenter (1994), incongruências entre cladogramas de área levam a resultados diferentes quando diferentes métodos são aplicados com vistas à obtenção de uma (e apenas uma) reconstrução da história biogeográfica, *i.e.*, um cladograma de área completamente resolvido. Quando os dados são “limpos”, com poucos táxons de ampla distribuição, poucas redundâncias e poucos casos de áreas faltantes, como é o caso da maioria dos estudos estritamente teóricos em biogeografia, as diferenças nos resultados de cada método são pouco relevantes. No entanto, a aplicação dos métodos biogeográficos a casos reais é dificultada pela variedade de ambigüidades no conjunto de dados trabalhado, que frequentemente trazem grandes quantidades de táxons amplamente distribuídos, paralogias e provavelmente extinções e expansões de distribuição. Nesse sentido, a escolha entre métodos é problemática, especialmente porque a resposta – *i.e.*, a história da relação entre as áreas – não é conhecida *a priori*.

Como foi demonstrado, o número de cladogramas produzidos e seu grau de resolução variam muito conforme o método utilizado. Atualmente, não há um método que possa ser considerado intrinsecamente superior aos demais, na medida em que não se pode saber, em um primeiro momento, que resultados são menos ambíguos. Além disso, a simples concordância entre cladogramas de área também não permite uma escolha inquestionável entre os métodos: a intersecção entre os conjuntos de cladogramas de áreas nem sempre é formada por apenas um cladograma – frequentemente, mais de um cladograma geral de áreas aparece quando são comparados os resultados. Não obstante, por vezes aparece um único cladograma totalmente resolvido, o que não significa que ele reconstrói da melhor maneira o padrão geral de relação entre as áreas consideradas.

Para Morrone & Carpenter (1994), Humphries & Parenti (1999), Ebach (2001) e muitos outros, a principal causa das ambigüidades biogeográficas, especialmente de táxons de ampla distribuição, são eventos de dispersão, aleatórios e individuais. É certo que uma das maneiras de se testar cenários de vicariância é probabilística: calcula-se a probabilidade da concordância entre os cladogramas de área ser maior do que se esperaria apenas pelo acaso (Llorente *et al.*, 1996). No geral, a probabilidade dos componentes de vários cladogramas serem equivalentes, exclusivamente devido a eventos estocásticos, é pequena. Isso privilegia explicações baseadas em eventos comuns, ou seja, causas únicas que afetem vários elementos da biota ao mesmo tempo (disjunções causadas

por vicariância). Apenas isso, no entanto, é insuficiente, porque não há teste da coerência dos cladogramas de área resultantes em relação a uma hipótese externa. Nesse sentido, algo como a iluminação recíproca considerada por Hennig (1966) se faz necessário também em análises biogeográficas.

A congruência é a melhor maneira de se escolher um cladograma geral de áreas (Ebach, 2001; Santos, 2007b). Essa congruência deve ser buscada, inicialmente, entre os resultados obtidos – os vários cladogramas de áreas. Posteriormente, deve ser verificada a congruência com cladogramas geológicos de áreas ou, ao menos, com uma reconstrução do cenário geológico das áreas sob investigação (Morrone & Carpenter, 1994; Amorim & Tozoni, 1994; Sanmartin & Ronquist, 2004). A inexistência de uma hipótese geológica impossibilita a escolha, a partir de um elemento externo, entre cladogramas conflitantes de áreas na tentativa de se compreender a evolução da biogeografia de um grupo e as relações históricas entre as áreas que os seus componentes ocupam.

Há uma maneira de se avaliar, *diretamente*, cada método biogeográfico, a despeito de sua concordância ou discordância com hipóteses geológicas prévias? A resposta é afirmativa. Uma das formas de se julgar cada método, independentemente de seus resultados finais, é examinar cuidadosamente suas premissas (Morrone & Carpenter, 1994; Humphries, 1999; Ebach *et al.*, 2005; Santos, 2007b). Atualmente, existem poucas ferramentas para se tratar das três principais fontes de ambigüidades biogeográficas, buscando extrair delas alguma informação biogeográfica relevante. Como discutido no capítulo 5, os assim chamados pressupostos biogeográficos (*assumptions*) são utilizados para isso, com resultados diversos.

Apesar de inúmeras críticas recentes (van Veller *et al.* 2000, 2001; Ebach *et al.* 2005), a perspectiva de Humphries (1989) ainda parece válida: o pressuposto 2 (A2 ou *assumption 2*) permanece como o procedimento mais adequado para se lidar com eventos de dispersão, extinção e falha na vicariância em análises biogeográficas de conjuntos complexos de dados. Os inúmeros cladogramas de áreas obtidos sob A2 são a melhor maneira para se obter um quadro generalizado das relações entre as áreas sob escrutínio. Ebach *et al.* (2005) sustentam que A2, ao lidar com os *masts* (*multiple áreas on a single terminal branch*, ou áreas múltiplas em um único ramo terminal), leva a uma escolha *estatística* do cenário comum – baseada na quantidade de sobreposição – o que, segundo eles, é uma maneira de predizer o resultado, mais do que descobri-lo. No entanto, o método transparente proposto para *descobrir* padrões sem a utilização das premissas, que é o objetivo último de qualquer estudo em biogeografia cladística, não possibilitou a reconstrução de todas as relações entre as áreas mesmo em um exemplo simples (Ebach *et al.*, 2005, Figura 6) e, portanto, ainda precisa ser testado em outros exemplos, tanto reais quanto hipotéticos.

Como demonstrou Santos (2007b), A0 baseia-se em uma pressuposição falsa, a idéia de que sempre que duas áreas compartilham o mesmo táxon, essas áreas formam uma unidade histórica (Zandee & Roos, 1987). Nesse sentido, mesmo em exemplos muito simples, como o de Santos (2007b; veja capítulo 5), A0 não permite a reconstrução do verdadeiro padrão de disjunções das

áreas. Se a viabilidade de um método biogeográfico cladístico depende da validade das suas premissas, pode-se concluir que os métodos que se baseiam em A0 serão logicamente falhos. Assim, BPA primário, BPA secundário e PACT (Brooks, 1990; Brooks *et al.*, 2001, 2004; Wojcicki & Brooks, 2004, 2005) também devem ser vistos com ressalvas. Já A2 é um procedimento metodológico que não assume dispersão, vicariância ou extinção, mas não nega que esses eventos acontecem, o que permite explicações mais complexas (e completas) para os padrões gerais obtidos.

É interessante notar que, diferentemente do que propôs van Valler *et al.* (2000, 2001), os resultados das análises dos Tabanomorpha sob A0, A1 e A2 não são inclusivos, o que feriria o primeiro dos seus dois requisitos para a derivação de cladogramas de áreas válidos (o outro é a exigência de que os conjuntos de soluções, para dois ou mais grupos de táxons, devem ser comparáveis sob o mesmo pressuposto biogeográfico). Ferir o requisito I de van Valler *et al.* (2000, 2001), no entanto, parece óbvio, uma vez que os diferentes pressupostos tratam os dados de forma diferente, com A0 aceitando apenas a vicariância como explicação de primeira ordem para as disjunções, A1 considerando também extinções e A2 incorporando ainda dispersões à explicação – além do tratamento para paralogias também variar conforme o pressuposto escolhido. Para van Valler *et al.* (1999, 2000, 2001), os métodos biogeográficos que se baseiam em A1 e A2 permitem modificação dos dados *a priori* e, portanto, devem ser evitados, em comparação com métodos por eles considerados *a posteriori*, que usam A0 na derivação de cladogramas gerais de área. Essa perspectiva já foi criticada na literatura (Ebach, 2001), mas ainda continua sendo utilizada (Brooks *et al.*, 2004, 2005).

Discussões metodológicas são importantes porque indicam caminhos que devem ser evitados e apontam para novos começos. Ainda não está claro o que de fato constitui a informação biogeográfica, mas práticas como a análise de componentes e a análise de sub-árvores livres de paralogia oferecem prospectos interessantes para futuros desenvolvimentos na área, partindo da premissa que a biogeografia cladística é viável para a análise e comparação de padrões bióticos com hipóteses derivadas de fontes independentes de dados, como padrões geológicos. Fica a máxima de Humphries & Parenti (1999, p. 90): “Uma perspectiva cladística da história da Terra combinada com procedimentos cladísticos na sistemática, torna possível reconstruir as conexões entre áreas como relações hierárquicas, conseqüentemente, descrevendo homologias biogeográficas ou de áreas”.

Referências bibliográficas

- Amorim, D.S. 1991. Refuge model simulations: Testing the theory. *Revista Brasileira de Entomologia*, 35(4), 803-812.
- Amorim, D.S. 1997. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Amorim, D.S., Santos, C.M.D. & Oliveira, S.S. 2006. Circumantarctic relationships in Neotropical Diptera: old and new. *Proceedings of the 6th International Congress of Dipterology - Abstracts*, Fukuoka, Japan, 9–10.
- Amorim, D.S., Santos, C.M.D. & Oliveira, S.S. (em preparação) Circum-antarctic disjunctions: Gondwanan or dispersal? *Journal of Biogeography*.
- Amorim, D.S. & Silva, V.C. 2002. How far advanced was Diptera evolution in Pangaea? *Annales de la Société Entomologique de France*, 38, 177–200.
- Amorim, D.S. & Tozoni, S.H.S. 1995[1994]. Phylogenetic and biogeographic analysis of the Anisopodoidea (Diptera, Bibionomorpha), with an area cladogram of the intercontinental relationships. *Revista Brasileira de Entomologia*, 38(3/4), 517-543.
- Anderson, S. 1994. Area and endemism. *The quarterly review of biology*, 69 (4), 451-471.
- Arbogast, B.S. & Kenagy, G.J. 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28, 819–825.
- Avise, J.C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Avise, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Berming-Ham, E., Lamb, T., Negel, J.E., Reeb, C.A. & Saunders, N.C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetic and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 489–522.
- Bisconti, M., Landini, W., Bianucci, G., Cantalamessa, G., Carnevale, G., Ragaini, L. & Valleri, G. 2001. Biogeographic relationships of the Galapagos terrestrial biota: parsimony analysis of endemism based on reptiles, land birds and Scalesia land plants. *Journal of Biogeography*, 28, 495–510.
- Bremer, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the centre of origin concept. *Systematic Biology*, 41, 436–445.
- Bremer, K. 1995. Ancestral areas: optimization and probability. *Systematic Biology*, 44, 255–259.
- Briggs, J.C. 2007. Panbiogeography: its origin, metamorphosis and decline. *Russian Journal of Marine Biology*, 33(5), 273–277.
- Brooks, D.R. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72, 660–680.
- Brooks, D.R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Systematic Zoology*, 39, 14-30.
- Brooks, D.R., Dowling, A.P.G., van Veller, M.G.P. & Hoberg, E.P. 2004. Ending a decade of deception: a valiant failure, a not-so-valiant failure and a success story. *Cladistics*, 20, 32–46.

- Brooks, D.R. & van Veller, M.G.P. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30, 819–825.
- Brooks, D.R., van Veller, M.G.P., & McLennan, D.A. 2001. How to do BPA, really. *Journal of Biogeography*, 28, 345–358.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance as evidenced by midges. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar* (Series 4), 11, 1–472.
- Calor, A.R. & Santos, C.M.D. 2004. Filosofia e ensino de ciências: uma convergência necessária. *Ciência Hoje*, 210, 59-61.
- Cao, N. & Ducasse, J. 2005. *Nelson05: a program for cladistics and biogeography*. Programa disponibilizado pelos autores, Paris.
- Cowie, R.H. & Holland, B.S. 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography*, 33, 193–198.
- Cranston, P. 2005. Biogeographic patterns in the evolution of Diptera. In: Yeates, D.K. & Wiegmann, B.M. (eds.) *The evolutionary biology of flies*. Columbia University Press, New York, pp. 274–311.
- Crisci, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28, 157-168.
- Crisci, J.V., Cigliano, M.M., Morrone, J.J. & Roig-Juñent, S. 1991. Historical biogeography of southern South America. *Systematic Zoology*, 40(2), 152-171.
- Crisci, J.V., Katinas, L. & Posadas, P. 2003. *Historical biogeography: an introduction*. Cambridge, Harvard University Press.
- Crisp, M.D. & Cook, L.G. 2005. Do early branching lineages signify ancestral traits? *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 122–128.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado pelo autor, Caracas.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado pelo autor, Caracas.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London, John Murray (Reimpressões: Cambridge, Harvard University Press, 1964; New York, Atheneum, 1967).
- de Candolle, A.P. 1820. Essai élémentaire de géographie botanique. In: *Dictionnaire des sciences naturelles*. Fleuvault, Strasbourg, v.18.
- de Jong, R. 2003. Are there butterflys with Gondwanan ancestry in the Australian region? *Invertebrate Systematics*, 17, 143–156.
- de Queiroz, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 68–73.
- Dobzhansky, T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *American Biology Teacher*, 35, 125–129.
- Donoghue, M.J. & Moore, B.R. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, 43, 261-270.
- Ebach, M.C. 1999. Paralogy and the centre of origin concept. *Cladistics*, 15, 387–391.
- Ebach, M.C. 2001. Extrapolating cladistic biogeography: a brief comment on van Veller *et al.* (1999, 2000, 2001). *Cladistics*, 17, 383-388.

- Ebach, M.C. & Humphries, C.J. 2002. Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography*, 29, 427–444.
- Ebach, M.C. & Humphries, C.J. 2003. Ontology of biogeography. *Journal of Biogeography*, 30, 959–962.
- Ebach, M.C., Humphries, C.J., Newman, R.A., Williams, D.M. & Walsh, S.A. 2005. Assumption 2: opaque to intuition? *Journal of Biogeography*, 32, 781–787.
- Ebach, M.C., Humphries, C.J. & Williams, D.M. 2003. Phylogenetic biogeography deconstructed. *Journal of Biogeography*, 30, 1385–1396.
- Ebach, M.C. & Morrone, J.J. 2005. Forum on historical biogeography: what is cladistic biogeography? *Journal of Biogeography*, 32, 2179–2187.
- Enderlein, G. 1922. Ein neues Tabaniden System. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 10, 335–351
- Enderlein, G. 1925. Studien an blutsaugenden Insekten. I. Grundlagen eines neuen Systems der Tabaniden. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 11, 255–409.
- Enghoff, H. 1996. Widespread taxa, sympatry, dispersal, and an algorithm for resolved area cladograms. *Cladistics*, 12, 349–364.
- Espinosa-Organista, D.E., Morrone, J.J., Bousquets, J.L. & Villela, O.F. 2002. *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Evenhuis, N.L. 1994. *Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera)*. Backhuys Publishers, Leiden, 600 pp.
- Fairchild, G.B. & Burger, J.F. 1994. A catalog of the Tabanidae (Diptera) of the Americas South of the United States. *Memoirs of the American Entomological Institute*, Number 55.
- Farris, J.S. 1982. Simplicity and informativeness in systematics and phylogeny. *Systematic Zoology*, 31, 413–444.
- Farris, J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In: Platnick, N. & Funk, V. (eds.) *Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society. Advances in Cladistics 2*. Columbia University Press, New York, pp. 7–36.
- Feyerabend, P. 1993. *Against method*. Verso. London.
- Funk, V. A. 2004. Revolutions in historical biogeography. In: Lomolino, M.V., Sax, D.F. & Brown, J.H. (eds.) *Foundations of biogeography: classic papers with commentaries*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 647–657.
- Goldani, A. & Carvalho, G.S. 2003. Análise de parcimônia de endemismo de cercopídeos neotropicais (Hemiptera, Cercopidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 123–134.
- Goloboff, P.A. 1993. Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9, 83–91.
- Goloboff, P.A. 1995. Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics*, 11, 91–104.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2003–07. *TNT: Tree analysis using new technology*. Publicado pelos autores. Tucumán, Argentina (v. 1.1, Novembro de 2007).
- Griffiths, G.C.D. 1994. Relationships among the major subgroups of Brachycera (Diptera): a critical review. *Canadian Entomologist*, 126, 861–880.
- Grimaldi, D. & Cumming, J. 1999. Brachyceran Diptera in Cretaceous ambers and Mesozoic diversification of the Eremoneura. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 239, 124 pp.

- Harold, A.S. & Mooi, R.D. 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, 43, 261–266.
- Hausdorf, B. 1998. Weighted ancestral area analysis and a solution of the redundant distribution problem. *Systematic Biology*, 47, 445–456.
- Hausdorf, B. 2002. Units in biogeography. *Systematic Biology*, 51, 648–651.
- Hausdorf, B. & Hennig, C. 2003. Biotic element analysis in biogeography. *Systematic Biology*, 52, 717–723.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, 10, 97–116.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hennig, W. 1973. Diptera (Zweiflügler). *Handbuch der Zoologie* 4(2), 2/31, 1–337.
- Hibbs, P. 2002. Phylogeny of the Rhagionidae sensu latu inferred from molecular and morphological evidence. *Proceedings of the 5th International Congress of Dipterology - Abstracts*, Brisbane, Australia: 101.
- Hovenkamp, P. 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics*, 13, 67–79.
- Humphries, C.J. 1989. Any advance on assumption 2? *Journal of Biogeography*, 16, 101–102.
- Humphries, C.J. 1992. Cladistic biogeography. In: Forey, P.L., Humphries, C.J., Kitching, I.J., Scotland, R.W. & Williams, D.M. (eds.), *Cladistics – a practical course in systematics*. Clarendon Press, Oxford, pp. 137–159.
- Humphries, C.J., Ladiges, P.Y., Roos, M.C. & Zandee, M. 1988. Cladistic biogeography. In: Myers, A.A. & Giller, P.S. (eds.) *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London & New York, pp. 371–404.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. 1999. *Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions*, Second edition. Oxford University Press, Oxford.
- James, M.T. 1975. Family Xylophagidae. *A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States*. Vol. 24. Departamento de Zoologia da Secretaria de Agricultura, São Paulo, pp. 6.
- James, M.T. 1981. Xylophagidae. In: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators) *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. 1. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 489–492.
- Kitching, I.J., Forey, P.L., Humphries, C.J. & Williams, D.M. 1998. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. Oxford University Press, Oxford.
- Knapp, S. 2005. Biogeography – space, form and time. *Journal of Biogeography*, 32, 3–4.
- Kovalev, V.G. 1981. [The oldest representatives of the Diptera with short antennae from the Jurassic in Siberia]. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 3, 85–101 [em russo].
- Krell, F.-K. & Cranston, P. 2004. Which side of the tree is more basal? *Systematic Entomology*, 29, 279–281.
- Krzeminski, W. & Krzeminska, E. 2003. Triassic Diptera: descriptions, revisions and phylogenetic relations. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46 (Supplement), 153–184.
- Lieberman, B.S. 2003. Unifying theory and methodology in biogeography. *Evolutionary Biology*, 33, 1–25.
- Llorente, J., Papavero, N. & Simões, M.G. 1996. *La distribución de los seres vivos y la historia de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.

- Loew, H. 1860. Die Dipteren-Fauna Süd-Afrikas. Erste Abtheilung. *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Sachsen Thüringen* (1858–1861), 2, 57–402.
- Lomolino, M.V., Sax, D.F. & Brown, J.H. 2004. *Foundations of biogeography: classic papers with commentaries*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Lutz, A. 1909. Tabaniden Brasiliens und einiger Nachbarstaaten. *Zoologische Jahrbuch, Supplement*, 10(4), 619–692.
- Lutz, A. 1913. Sobre a systematica dos tabanideos, subfamilia Tabaninae. *Brazil Medico*, 27(45), 486-490.
- Mackerras, I.M. 1954. The classification and distribution of Tabanidae. I. General review. *Australian Journal of Zoology*, 2(3), 431-454.
- Mackerras, I.M. 1955. The classification and distribution of Tabanidae. II. History: Morphology: Classification: Subfamily Pangoniinae. *Australian Journal of Zoology*, 3(3), 439-511.
- Mackerras, I.M. & Fuller, M.E. 1942. The genus *Pelecorhynchus* (Diptera, Tabanoidea). *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 67, 9–76.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 1999. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution*. Version 3.08. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Matthew, W.D. 1915. Climate and evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 24:171–318.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mazzarolo, L.A. & Amorim, D.S. 2000. *Cratomyia macrorrhyncha*, a Lower Cretaceous brachyceran fossil from the Santana Formation, Brazil, representing a new species, genus and family of the Stratiomyomorpha (Diptera). *Insect Systematic Evolution*, 31, 91-102.
- McAlpine, J.F. 1981. Morphology and terminology – adults. In: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators) *Manual of Nearctic Diptera. Vol. I. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa*, pp. 9–63.
- McCarthy, D., Ebach, M.C., Morrone, J.J., & Parenti, L. 2007. An alternative Gondwana: Biota links South America, New Zealand and Australia. *Biogeografia*, 2, 2–12.
- McDowall, R.W. 2004. What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography*, 31, 345–351.
- McGlone, M. S. 2005. Goodbye Gondwana. *Journal of Biogeography*, 32, 739–740.
- McLoughlin, S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany*, 49, 271–300.
- Mickevich, M.F. 1981. Quantitative phylogenetic biogeography. In: Funk, V.A. & Brooks, D.R. (eds.), *Advances in cladistics: proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, New York, , pp. 202-222.
- Morrone, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441.
- Morrone, J.J. 2002a. El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 61, 1–14.
- Morrone, J.J. 2002b. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography*, 29, 149–152.
- Morrone, J.J. & Carpenter, J.V. 1994. In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of componenet analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics*, 10(2), 99–153.

- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 373-401.
- Mostovski, M.B. 2000. Contributions to the study of fossil snipe-flies (Diptera: Rhagionidae). The genus *Palaeobolbomyia*. *Paleontological Journal*, 34 (Supplement 3), 360-366.
- Mostovski, M.B., Roos, A.J., Szadziweski, R. & Krzeminski, W. 2003. Redescription of *Simulidium priscum* Westwood and *Pseudosimulium humidum* (Brodie) (Insecta: Diptera: Rhagionidae) from the Purbeck Limestone Group (Lower Cretaceous) of England. *Journal of Systematic Palaeontology*, 1, 59-64.
- Nagatomi, A. 1977. Classification of Lower Brachycera (Diptera). *Journal of Natural History*, 11, 321-335.
- Nagatomi, A. 1982a. Geographical distribution of the lower Brachycera (Diptera). *Pacific Insects*, 24(2), 139-150.
- Nagatomi, A. 1982b. The genera of Rhagionidae (Diptera). *Journal of Natural History*, 16, 31-70.
- Nagatomi, A. 1984. Male genitalia of the lower Brachycera (Diptera). *Beiträge zur Entomologie, Berlin*, 34, 99-157.
- Nagatomi, A. 1985. Redescription of *Heterostomus curvipalpis* (Diptera, Heterostomidae) and some notes on my paper of the male genitalia of Lower Brachycera (Diptera). *Kontyû*, 53 (4), 699-710.
- Nagatomi, A. 1992. Notes of the phylogeny of various taxa of the Orthorrhaphous Brachycera (Insecta: Diptera). *Zoological Science*, 9, 843-857.
- Nagatomi, A. & Iwata, K. 1976. Female terminalia of lower Brachycera – I. *Beiträge zur Entomologie, Berlin*, 26, 5-47.
- Nagatomi, A. & Iwata, K. 1978. Female terminalia of lower Brachycera – II. *Beiträge zur Entomologie, Berlin*, 28, 263-293.
- Nagatomi, A. & Saigusa, T. 1970. The Coenomyiidae of Japan. *Memoirs of the Faculty of Agriculture, Kagoshima University* 7(2), 257-292.
- Nagatomi, A. & Tanaka, A. 1972. The Japanese *Beris* (Diptera, Stratiomyidae). *Memoirs of the Faculty of Agriculture, Kagoshima University* 8(2), 87-113.
- Nelson, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *Journal of Historical Biology*, 11, 269-305.
- Nelson, G. 1984. Cladistics and biogeography. In: Duncan, T. & Stuessy, T.F. (eds.) *Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York, pp. 273-293.
- Nelson, G. 1994. Homology and systematics. In: Hall, B.K. (ed.) *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego, 101-149.
- Nelson, G. & Ladiges, P.Y. 1991a. Three-area statements: standard assumptions for biogeographic analysis. *Systematic Zoology*, 40, 470-485.
- Nelson, G. & Ladiges, P.Y. 1991b. Standard assumptions for biogeographic analysis. *Australian Systematic Botany*, 4, 41-58.
- Nelson, G. & Ladiges, P.Y. 1992. *TAS and TAX: MSDOS computer programs for cladistics*. Publicado pelos autores, New York e Melbourne.
- Nelson, G. & Ladiges, P.Y. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *American Museum Novitates*, 3167, 1-58.

- Nelson, G. & Ladiges, P.Y. 2001. Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. *Australian Journal of Botany*, 49, 389–409.
- Nelson, G. & Ladiges, P.Y. 2003. Geographic paralogy. In: Morrone, J.J. & Llorente-Bousquets, J. (eds.) *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico, D.F., pp. 173-178
- Nelson, G. & Platnick, N.I. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nihei, S.S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemism. *Journal of Biogeography*, 33, 2099–2106.
- Nixon, K.C. 1999. *Winclada (BETA) ver. 0.9.9*. Publicado pelo autor, Ithaca, NY.
- Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. 1993. On Outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- Page, R.D.M. 1988. Quantitative cladistic biogeography: constructing and comparing area cladograms. *Systematic Zoology* 37, 254–270.
- Page, R.D.M. 1989. *COMPONENT user's manual*. Release 1.5. Publicado pelo autor, Auckland, New Zealand.
- Page, R.D.M. 1993. *COMPONENT user's manual*. Release 2.0. Natural History Museum, London.
- Page, R.D.M. 1990. Component analysis: a valiant failure? *Cladistics*, 6, 119–136.
- Page, R.D.M. 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Systematic Biology*, 43, 58-77.
- Page, R.D.M. 2001. *NEXUS Data Editor*. Publicado pelo autor, UK.
- Pechuman, L.L. & Teskey, H.J. 1981. Tabanidae. In: McAlpine, J.F.; Peterson, B.V.; Shewell, G.E.; Teskey, H.J.; Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (eds.), *Manual of Nearctic Diptera. Vol I*. Research Branch Agriculture Canada, Ottawa, pp. 463–478.
- Philip, C.B. 1941. Comments on the supra-specific categories of nearctic Tabanidae (Diptera). *Canadian Entomologist*, 73, 2-14.
- Platnick, N.I. 1981. The progression rule or progress beyond rules in biogeography. In: Nelson, G. & Rosen, D.E. (eds.), *Vicariance biogeography – a critique*. Columbia University Press, New York, pp.144–150.
- Platnick, N.I. 1988. Systematics, evolution and biogeography: a Dutch treat. *Cladistics*, 4, 308–313.
- Platnick, N., Coddington, J., Forster, R. & Griswold, C. 1991. Spinneret morphology and the phylogeny of haplogyne spiders (Araneae, Araneomorphae). *American Museum Novitates*, 3016, 1–73.
- Platnick, N.I. & Nelson, G. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology*, 27(1), 1-16.
- Popper, K. 1959. *The logic of scientific discovery*. Harper and Row, New York.
- Porzecanski, A.L. & Cracraft, J. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography*, 32, 261–265.
- Poynton, J.C. 2000. Evidence for an Afrotropical Amphibian fauna. *African Journal of Herpetology*, 49, 33–41.
- Ribeiro, G.C. 2007. *Filogenia dos Limnophilinae (Limoniidae) e evolução basal dos Tipulomorpha (Diptera)*. Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, 139 pp.
- Riddle, B.R. 2005. Is biogeography emerging from its identity crisis? *Journal of Biogeography*, 32, 185-186.

- Rohdendorf, B.B. 1938. [Dipterous insects of the Mesozoic Karatau. I. Brachycera and Nematocera]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk*, 7(3), 29–67 [em russo].
- Ronquist, F. 1994. Ancestral areas and parsimony. *Systematic Biology*, 43, 267–274.
- Ronquist, F. 1995. Ancestral areas revisited. *Systematic Biology*, 44, 572–575.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46, 195–203.
- Rosen, B.R. 1988. Biogeographic patterns: a perceptual overview. In: Myers, A.A. & Giller, P.S. (eds.), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman & Hall, London & New York, pp. 23–55.
- Rosen, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27(1), 159–188.
- Sanmartín, I. & Ronquist, F. 2004. Southern Hemisphere Biogeography Inferred by Event-Based Models: Plant versus Animal Patterns. *Systematic Biology*, 53(2), 216–243.
- Santos, C.M.D. 2005a. First record of genus *Atherimorpha* (Diptera: Rhagionidae) in Brazil, with description of a new species. *Zootaxa*, 1021, 37–43.
- Santos, C.M.D. 2005b. Parsimony Analysis of Endemicity: time for an epitaph? *Journal of Biogeography*, 32, 1284–1286.
- Santos, C.M.D. 2006. Description of two new species of *Neorhagio* (Diptera, Tabanomorpha, Rhagionidae), and remarks on a controversial female character. *Zootaxa*, 1174, 49–62.
- Santos, C.M.D. 2007a. On ancestral areas and basal clades. *Journal of Biogeography*, 34, 1470–1471.
- Santos, C.M.D. 2007b. A0: Flawed assumption. *Darwiniana*, 45 (suplemento), 39–41.
- Santos, C.M.D. (em preparação) Geographical distribution of Tabanomorpha (Brachycera): Rhagionidae, Vermileonidae, Athericidae, and small families. *Zootaxa*.
- Santos, C.M.D. & Amorim, D.S. 2007a. *Chrysopilus* (Diptera: Rhagionidae) from Brazil: redescription of *Chrysopilus fascipennis* Bromley and description of eleven new species. *Zootaxa*, 1510, 1–33.
- Santos, C.M.D. & Amorim, D.S. 2007b. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. *Papéis avulsos de Zoologia*, 47(4), 63–73.
- Santos, C.M.D. & Falaschi, R.L. 2007. Missing data in phylogenetic analysis: comments on support measures. *Darwiniana*, 45 (suplemento), 25–26.
- Schuh, R.T. 2000. *Biological systematics: principles and applications*. Cornell University Press. New York. USA.
- Schuh, R.T. & Stonedahl, G.M. 1986. Historical biogeography in the Indo-Pacific: a cladistic approach. *Cladistics*, 2, 337–355.
- Scotland, R. & Pennington, R.T. 2000. *Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis*. Systematics Association and Taylor e Francis Inc. London. UK.
- Siddall, M.E. 2002. Measures of support. In: de Salle, R., Giribet, G. & Wheeler, W. (eds.), *Techinques in Molecular Systematics and Evolution*. Birkhäuser Verlag, Switzerland, pp. 81–101.
- Siddall, M.E. 2004. Fallacies of false attribution: the defense of BPA by Brooks, Dowling, van Veller, and Hoberg. *Cladistics*, 20, 376–377.

- Siddall, M.E. 2005. Bracing for another decade of deception: the promise of Secondary Brooks Parsimony Analysis. *Cladistics*, 21, 90–99.
- Siddall, M.E. & Perkins, S.L. 2003. Brooks Parsimony Analysis: a valiant failure. *Cladistics*, 19, 554–564.
- Simpson, G.G. 1953. *Evolution and geography*. Oregon State University of Higher Education, Eugene.
- Simpson, G.G. 1965. *The geography of evolution*. Chilton, Philadelphia and New York (reimpressão, 1967, New York, Capricorn Books).
- Sinclair, B.J. 1992. A phylogenetic interpretation of the Brachycera (Diptera) based on the larval mandible and associated mouthpart structures. *Systematic Entomology*, 17, 233–252.
- Sinclair, B.J., Cumming, J.M. & Wood, D.M. 1994. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera – Lower Brachycera. *Entomologica Scandinavica*, 24, 407–432.
- Stuckenberg, B.R. 1973. The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera). *Annals of the Natal Museum*, 21, 649–673.
- Stuckenberg, B.R. 1995. A taxonomic revision of *Vermipardus* Stuckenberg, 1960, with descriptions of new species and notes on the biology and biogeography of the genus (Diptera: Vermileonidae). *Annals of the Natal Museum*, 36, 215–253.
- Stuckenberg, B.R. 1997. The genus *Chrysopilus* Macquart in the Afrotropics: faunal characteristics, a review of the South African Species, and descriptions of two new species (Diptera: Rhagionidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 18, 234–242
- Stuckenberg, B.R. 1999. Antennal evolution in the Brachycera (Diptera), with a reassessment of terminology relating to the flagellum. *Studia Dipterologica*, 6, 33–48.
- Stuckenberg, B.R. 2000a. A new genus and species of Athericidae (Diptera: Tabanoidea) from Cape York Peninsula. *Records of the Australian Museum*, 52, 151–159.
- Stuckenberg, B.R. 2000b. *Namamyia*, a new genus of Vermileonidae (Diptera) from Namaqualand, with a conspectus of the Southern African genera and an account of their adaptations for anthophily. *Annals of the Natal Museum*, 31, 181–202.
- Stuckenberg, B.R. 2001. Pruning the tree: a critical review of classifications of the Homeodactyla (Diptera, Brachycera), with new perspectives and an alternative classification. *Studia Dipterologica*, 8, 1–41.
- Stuckenberg, B.R. 2002. A new genus and species of Vermileonidae (Diptera: Brachycera) from Madagascar. *Tijdschrift voor Entomologie*, 145, 1–8.
- Stuckenberg, B.R. 2003. A redescription of *Isalomyia irwini* Stuckenberg, the wormlion fly of Madagascar, related to an Arabian species for which the new genus *Alhajarmyia* is erected (Diptera: Vermileonidae). *African Invertebrates*, 44(2), 191–201.
- Swofford, D. 1998. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony*. Version 4.0b4a. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Szumik, C.A., Cuezso, F., Goloboff, P.A. & Chalup, A.E. 2002. An optimally criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51, 806–816.
- Szumik, C.A. & Goloboff, P.A. 2004. Areas of endemism: an improved optimally criterion. *Systematic Biology*, 53, 968–977.
- Tassy, P. and Deleporte, P. 1999. Hennig XVII, a time for integration, 21–25 de Setembro de 1998, São Paulo (Brasil), *Bulletin de la Société Française de Systématique*, 21, 13–14.

- Thompson, F.C. (editor) 2007. *Biosystematic Database of World Diptera*. <http://www.diptera.org/biosys.htm>, último acesso em 30 de dezembro de 2007.
- Turner, H. & Zandee, R. 1995. The behaviour of Goloboffs's tree fitness measure *F*. *Cladistics*, 11, 57–72.
- van Veller, M.G.P., Kornet, D.J. & Zandee, M. 2000. Methods in vicariance biogeography: assessment of the implementations of assumptions 0, 1, and 2. *Cladistics*, 16, 319-345.
- van Veller, M.G.P., Kornet, D.J. & Zandee, M. 2002. A posteriori and a priori methodologies for testing hypotheses of causal processes in vicariance biogeography. *Cladistics*, 8, 207-217.
- van Veller, M.G.P., Zandee, M., and Kornet, D.J. 1999. Two requirements for obtaining valid common patterns under assumptions zero, 1 and 2 in vicariance biogeography. *Cladistics*, 15, 393–406.
- van Veller, M.G.P., Zandee, M., and Kornet, D.J., 2001. Measures for obtaining inclusive sets of area cladograms under Assumptions Zero, 1, and 2 with different methods for vicariance biogeography. *Cladistics*, 17, 248–259.
- Wallace, A.R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Vols. 1-2. MacMillan, Londres; Harper, New York (Reimpressão, New York and London, Hafner, 1962).
- Wegener, A. 1924. *The Origin of Continents and Oceans*. E. P. Dutton and Co., New York.
- Wiegmann, B.M. Tsaour, S-C.; Webb, D.W.; Yeates, D.K. & Cassel, B.K. 2000. Monophyly and relationships of the Tabanomorpha (Diptera: Brachycera) based on 28S ribosomal gene sequences. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(5), 1031–1038.
- Wiley, E.O. 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Systematic Botany*, 5, 194-220.
- Wiley, E.O. 1986. Methods in vicariance biogeography. In: Hovenkamp, P. (ed.), *Systematics and Evolution*. University of Utrecht Press, Utrecht, pp. 283–306.
- Wiley, E.O. 1987. The evolutionary basis for phylogenetic classification. In: Hovenkamp, P., Gittenberger, E., Hennipman, E., de Jong, E., Roose, M.C., Sluys, R. & Zandee, M. (eds.). *Systematics*. Utrecht Univ. Press, Utrecht, pp. 55-64.
- Wiley, E.O. 1988a. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology*, 37 (2), 271-290.
- Wiley, E.O. 1988b. Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 513–542.
- Wojcicki, M. & Brooks, D.R. 2004. Escaping the matrix: a new algorithm for phylogenetic comparative studies of co-evolution. *Cladistics*, 20, 341-461.
- Wojcicki, M. & Brooks, D.R. 2005. PACT: A simple and efficient algorithm for generating area cladograms. *Journal of Biogeography*, 32, 755–774.
- Woodley, N.E. 1989. Phylogeny and classification of the “Orthorrhaphous” Brachycera. In: McAlpine, J.F.; Peterson, B.V.; Shewell, G.E.; Teskey, H.J.; Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (eds.), *Manual of Nearctic Diptera. Vol. III*. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 1371-1395.
- Yeates, D.K. 2002. Relationships of extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 31(1), 105-121.
- Yeates, D.K., Wiegmann, B.M., Courtney, G.W., Meier, R., Lambkin, C. & Pape, T. 2007. Phylogeny and systematics of Diptera: two decades of progress and prospects. *Zootaxa*, 1668, 565–590.
- Zandee, M. & Roos, M.C. 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3, 305-332.
- Zhang J.-f. 1993. Mesozoic gadflies (Insecta: Diptera). *Acta Palaeontologica Sinica*, 32, 662–672.

- Zhang, K., Yang, D. & Ren, D. 2006. The first snipe fly (Diptera: Rhagionidae) from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China. *Zootaxa*, 1134, 51–57.
- Zloty, J., Sinclair, B.J. & Pritchard, G. 2005. Discovered in our backyard: a new genus and species of a new family from the Rocky Mountains of North America (Diptera, Tabanomorpha). *Systematic Entomology*, 30, 248–266.

ANEXOS

| | 1 | | | | | | | | | 2 | | | | | | | | | 3 | | | | | | | | | 4 | | | | | | | | | 5 | | | | | | | | | 6 | | | | | | | | |
|-----------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|---|--|--|--|--|--|--|--|--|---|--|--|--|--|--|--|--|--|
| | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | 1234567890 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Alloleptis sp. | 000? | 001010 | ? | 00?? | 01210 | 0110?? | 1102 | 110111 | 10002 | 220010 | 00000 | 011021 | 1010 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Arthroceras sp. | 00000 | 11010 | 000- | 000121 | 021000 | 11111 | 110111 | 10002 | 110111 | 10000 | 011001 | 0010 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Arthroteles sp. | 00001 | 11010 | 010- | 000120 | 022000 | 1001 | 110111 | 10002 | 210101 | 010001 | 011020 | 1010 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Atherimorpha sp. | 00000 | 11011 | 100- | 300111 | 022000 | 1001 | 110111 | 10002 | 210101 | 010001 | 011010 | 0220 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Bolbomyia sp. | 00001 | 111201 | 100- | 301210 | 122001 | 1001 | 110110 | 02-2 | 210- | 01200- | 011012 | 1221 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Chrysopilus sp. | 00000 | 10-11 | 2011 | 020220 | 021000 | 1011 | 110111 | 2002 | 100111 | 10010 | 011011 | 0010 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Glutops sp. | 00000 | 11010 | 000- | 000120 | 021000 | 0102 | 110111 | 10002 | 210101 | 010001 | 011010 | 1110 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Neorhagio nagatomii | 00100 | 10-11 | 2011 | 000120 | 022011 | 11112 | 110111 | 10002 | 100111 | 10020 | 111000 | 1121 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Neorhagio caligagatus | 00100 | 10-11 | 2011 | 000120 | 022011 | 11012 | 110111 | 10002 | 100001 | 10020 | 111000 | 1121 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Pelecorhynchus sp. | 00000 | 11010 | 000- | 400110 | 022000 | 0122 | 110012 | 20002 | 200100 | 00031 | 011010 | 0220 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Pseudoerinna sp. | 00000 | 01010 | 000- | 000120 | 122000 | 1202 | 110012 | 20002 | 210101 | 010011 | 011010 | 1110 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Rhagina sp. | 00000 | 10-10 | 2011 | 000110 | 0220?? | 0112 | 110111 | 10002 | 111100 | 00021 | 011011 | 0221 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Rhagio sp. | 00000 | 10-11 | 2011 | 001110 | 022000 | 0101 | 110111 | 10002 | 100101 | 010020 | 011010 | 0121 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Schizella sp. | 00100 | 10-11 | 202- | 00011? | 0210?? | 2011 | 110111 | 11002 | 100110 | 00000 | 111001 | 0110 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Solonomyia sp. | 00100 | 10-11 | 2011- | 2101? | 0210?? | 2011 | 110111 | 2102 | 000121 | 0020 | 011001 | 0110 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Symphoromya sp. | 00000 | 11011 | 2011 | 111020 | 021000 | 2101 | 110111 | 10002 | 101121 | 0001 | 011011 | 1010 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Litoleptis sp. | 00101 | 11101 | 3010- | 21210 | 000000 | -001 | -1001 | 003-2 | 201- | 01200- | 001001 | 04-0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Ptiolina sp. | 00000 | 11011 | 100- | 500120 | 021000 | 1111 | 010110 | 2002 | 100110 | 00000 | 001001 | 0110 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Spania sp. | 00001 | 110-11 | 2010 | 4202? | 0200?? | 1112 | 110110 | 1002 | 102120 | 00000 | 011011 | 0000 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Spaniopsis sp. | 00001 | 110-11 | 2011 | 020220 | 020010 | 2002 | 110111 | 21-1 | 102121 | 1101- | 011010 | 0100 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Isalomyia sp. | 1010? | 10-1? | 010- | 3120?? | 1220?? | 0102 | 111011 | 10012 | 200100 | 00021 | 100001 | 0300 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Lampromyia sp. | 0010? | 1112? | 110- | 31202? | 1220?? | 0112 | 111011 | 10012 | 200100 | 00020 | 101001 | 0320 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Namaquamyia sp. | 0010? | 10-21 | 110- | 31202? | 1220?? | 0202 | 111011 | 10022 | 200101 | 00021 | 101021 | 0320 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Vermileo sp. | 0010? | 1100? | 000- | 31202? | 1220?? | 0102 | 111111 | 10022 | 200101 | 00021 | 101011 | 0310 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Vermipardus sp. | 0010? | 10-20 | 010- | 3120?? | 1220?? | 0102 | 111011 | 10312 | 200101 | 00021 | 101021 | 0320 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Atherix sp. | 00000 | 11011 | 2011 | 1100120 | 022010 | 0101 | 110012 | 2010 | 000101 | 010011 | 001001 | 1221 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Suragina sp. | 00000 | 11011 | 2011 | 1100010 | 022000 | 2101 | 110012 | 2002 | 001121 | 10021 | 001011 | 1221 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Atrichops sp. | 00000 | 11011 | 2011 | 110001? | 012011 | 2000 | 110111 | 2002 | 111120 | 00000 | 001021 | 1221 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Suraginella sp. | 00000 | 11011 | 2011 | 1100020 | 022011 | 11101 | 110112 | 2022 | 000110 | 00021 | 001021 | 1221 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Xeritha sp. | 00000 | 11011 | 2011 | 1100020 | 022011 | 10101 | 110112 | 2021 | 000101 | 00021 | 001021 | 1121 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Dasyomma sp. | 00000 | 01011 | 2011 | 1100121 | 122011 | 10101 | 110112 | 0001 | 000101 | 00020 | 001021 | 1221 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Austroleptis sp. | 00001 | 11120? | 100- | 5000?? | 022011 | 2102 | 110110 | 22-2 | 110- | 21201- | 011001 | 0100 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Oreoleptis sp. | 00000 | 1101? | 100- | 221200 | 022000 | 2102 | 110110 | 2002 | 220100 | 00011 | 011021 | 1221 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Anacanthaspis sp. | 00000 | 10001 | 000- | 312020 | 022000 | 0102 | 110012 | 20102 | 121101 | 010020 | 001011 | 1110 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Arthropeas sp. | 00000 | 10001 | 000- | 300110 | 122000 | 0102 | 110012 | 11102 | 121101 | 010020 | 001011 | 0110 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Tabela 1. Matriz de caracteres. Estados não observados e dados não aplicáveis codificados como “?” e “-”, respectivamente.

| | 6 | | | | | 7 | | | | | 8 | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|---|---|---|---|---|---|----|---|----|----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | |
| Alloleptis sp. | - | 1 | 4 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | 0 | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | 0 | 0 |
| Arthroceras sp. | - | 1 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| Arthroteles sp. | - | 1 | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| Atherimorpha sp. | - | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| Bolbomyia sp. | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| Chrysopilus sp. | - | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| Glutops sp. | - | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| Neorhagio nagatomi | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | |
| Neorhagio caligatus | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | |
| Pelecorhynchus sp. | - | 1 | 5 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| Pseudoerinna sp. | - | 1 | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| Rhagina sp. | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| Rhagio sp. | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| Schizella sp. | - | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| Solonomyia sp. | - | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| Symphoromyia sp. | - | 1 | 5 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| Litoleptis sp. | - | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | - | - | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | 0 | 0 | |
| Ptiolina sp. | - | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | |
| Spania sp. | - | 0 | 1 | 3 | ? | ? | ? | ? | ? | - | - | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | |
| Spaniopsis sp. | - | 0 | 0 | 3 | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | |
| Isalomyia sp. | - | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | -- | 0 | -- | -- | -- | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | |
| Lampromyia sp. | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 0 | - | - | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | - | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | |
| Namaquamyia sp. | - | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | - | - | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | |
| Vermileo sp. | - | 1 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | - | - | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | - | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | |
| Vermipardus sp. | - | 0 | 0 | 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | |
| Atherix sp. | 1 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | |
| Suragina sp. | 1 | 2 | 1 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | |
| Atrichops sp. | 2 | 2 | 0 | 4 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | - | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | |
| Suraginella sp. | 1 | 2 | 1 | 5 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | - | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | |
| Xeritha sp. | 1 | 2 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | - | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | |
| Dasyomma sp. | 1 | 2 | 2 | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | - | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | |
| Austroleptis sp. | - | 0 | 3 | 2 | ? | ? | ? | ? | ? | ? | - | - | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | |
| Oreoleptis sp. | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| Anacanthaspis sp. | - | 1 | 6 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| Arthropeas sp. | - | 1 | 6 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Coenomyia sp. | - | 1 | 6 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |

| | 6 | | | | | 7 | | | | | 8 | | | | | | | | | | | |
|------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 |
| Dialysis elongata | - | 1 | 6 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Dialysis rufithorax | - | 1 | 6 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | 2 | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Heterostomus sp. | - | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Rachicerus sp. | - | 0 | 6 | 4 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | - | - | - | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Xylophagus sp. | - | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | - | - | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Exeretoneura sp. | - | 0 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | - | - | - | 0 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Stenotabanus sp. | 1 | 2 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Stenotabanus cinereus | 1 | 2 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Scione sp. | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 |
| Pachyschelomyia sp. | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| Scaptia viridiventris | 1 | 2 | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 |
| Scaptia sp. | 1 | 2 | 0 | 4 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 |
| Pilimas sp. | 1 | 2 | ? | ? | ? | ? | 1 | ? | ? | 1 | - | - | ? | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Poeciloderas sp. | 1 | 2 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Protodasyapha sp | 1 | 2 | 5 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 |
| Protosilvius sp. | 1 | 2 | 5 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 |
| Stonemyia rosa | 1 | 2 | 5 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 |
| Stonemyia tranquilatus | 1 | 2 | 5 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 |
| Spilotabanus sp. | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| Goniops sp. | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | ? | ? | 2 | 2 |
| Haematopota sp. | 1 | 2 | 2 | 4 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Phaeotabanus sp. | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| Philoliche sp. | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 |
| Tabanus sp. | 1 | 2 | 5 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Chrysops sp. | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 |
| Pityocera sp. | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 2 | ? | 1 | 1 | 1 | - | 0 | ? | ? | 2 | 2 |
| Pseudoacanthocera sp. | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| Leucotabanus sp. | 1 | 2 | 5 | 4 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Mycteromyia sp. | 1 | 2 | 1 | 5 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | ? | 1 | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| Lepiselaga sp. | 1 | 2 | 5 | 4 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Mesomyia sp. | 1 | 2 | 0 | 4 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 |
| Phylipotabanus sp. | 1 | 2 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 1 | 0 | 2 | 2 |
| Esenbeckia sp. | 1 | 2 | 5 | 5 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | - | - | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | - | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| Selasoma sp. | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? |
| Beris sp. | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | - | 1 | - | - | - | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Tabela 2. Distribuição dos gêneros de Rhagionidae. Os gêneros em negrito, marcados com *, foram utilizados nas análises do presente trabalho.

| Gênero | Paleártica | Neártica | Oriental | Afrotropical | Australiana | Neotropical |
|--------------------------|--|----------|--------------------------------|--------------|-------------|-------------|
| <i>Alloleptis</i> * | | | 1 | | | |
| <i>Archirhagio</i> | 2 fósseis (Jurássico Superior) | | | | | |
| <i>Arthroceras</i> * | 3 | 3 | 1 | | | |
| <i>Arthroteles</i> * | | | | 4 | | |
| <i>Atherimorpha</i> * | | | | 12 | 21 | 15 |
| <i>Bolbomyia</i> * | 1 + 1 fóssil do Eoceno/Oligoceno | 4 | | | | |
| <i>Chrysopilus</i> * | 65 + 4 fósseis do Eoceno/Oligoceno | 31 | 76 | 39 | 34 | 70 |
| <i>Desmomyia</i> | 1 | | 1 | | | |
| <i>Galia</i> | 1 fóssil (Triássico) | | | | | |
| <i>Glutops</i> * | 4 | 7 | | | | |
| <i>Grimmyia</i> | 1 fóssil (Jurássico) | | | | | |
| <i>Ija</i> | 1 fóssil (Jurássico Inferior / Médio) | | | | | |
| <i>Jersambromyia</i> | 1 fóssil (Cretáceo) | | | | | |
| <i>Jurabrachyceron</i> | 1 fóssil (Jurássico Inferior / Médio) | | | | | |
| <i>Kubekovia</i> | 1 fóssil (Jurássico Médio) | | | | | |
| <i>Litoleptis</i> * | | 1 | | | | |
| <i>Longhuaia</i> | 1 fóssil (Cretáceo) | | | | | |
| <i>Mesobolbomyia</i> | 1 fóssil (Cretáceo) | | | | | |
| <i>Mesorhagiophyrne</i> | 2 fósseis (Cretáceo) | | | | | |
| <i>Mesostratiomyia</i> | 1 fóssil (Cretáceo Inferior) | | | | | |
| <i>Mongolomyia</i> | 1 fóssil (Cretáceo Inferior) | | | | | |
| <i>Neorhagio</i> * | | | | | | 3 |
| <i>Omphalophora</i> | 3 | | | | | |
| <i>Palaeoarthroteles</i> | 1 fóssil (Mesozóico) | | | | | |
| <i>Palaeobolbomyia</i> | 6 fósseis (Jurássico Médio / Superior) | | | | | |
| <i>Palaeobrachyceron</i> | 6 fósseis (Jurássico Inferior / Médio) | | | | | |
| <i>Paleochrysopilus</i> | 1 fóssil (Cretáceo) | | | | | |
| <i>Palaeostratiomyia</i> | 1 fóssil (Jurássico Superior) | | | | | |
| <i>Pelecorhynchus</i> * | | | | | 31 | 6 |
| <i>Protorhagio</i> | 1 | | | | | |
| <i>Pseudoerinna</i> * | 1 | 1 | | | | |
| <i>Pseudoglutops</i> | 1 | | | | | |
| <i>Ptiolina</i> * | 16 | 12 | 1 | | | |
| <i>Ptiolinites</i> | 5 fósseis (Cretáceo Inferior) | | | | | |
| <i>Rhagina</i> * | | | 2 | | | |
| <i>Rhagio</i> * | 98 + 9 fósseis do Eoceno/Oligoceno | 26 | 32 | | | 3 |
| <i>Rhagiophyrne</i> | 1 fóssil (Jurássico Superior) | | | | | |
| <i>Scelorhagio</i> | 1 fóssil (Jurássico) | | | | | |
| <i>Schizella</i> * | | | 3 | | | |
| <i>Sinorhagio</i> | 1 fóssil (Jurássico Médio) | | | | | |
| <i>Solomomyia</i> * | | | | | 1 | |
| <i>Spania</i> * | 3 | 1 | | | | |
| <i>Spaniopsis</i> * | | | | | 7 | |
| <i>Spatulina</i> | 2 | | | | | |
| <i>Stratiomyopsis</i> | 1 fóssil (Jurássico Superior) | | | | | |
| <i>Stylospania</i> | | | 1 | | | |
| <i>Symphoromyia</i> * | 6 + 8 fósseis do Eoceno/Oligoceno | 28 | | | | |
| <i>Taschigatra</i> | | | 2 fósseis (Jurássico Inferior) | | | |
| <i>Zarzia</i> | 1 fóssil (Cretáceo) | | | | | |

Tabela 3. Distribuição dos gêneros de Athericidae. Os gêneros, em negrito, marcados com *, foram utilizados nas análises do presente trabalho.

| Gênero | Paleártica | Neártica | Oriental | Afrotropical | Australiana | Neotropical |
|-----------------------------|--------------------------------|----------------------|-----------------|---------------------|--------------------|--------------------|
| <i>Asuragina</i> | | | 1 | | | |
| <i>Athericetes</i> | 5 fósseis (Cretáceo Inferior) | | | | | |
| <i>Atherix</i> * | 15 + 1 fóssil (Oligoceno) | 3 | 1 | | | 2 |
| <i>Atrichops</i> * | 5 | 1 fóssil (Oligoceno) | 2 | 1 | | |
| <i>Dasyomma</i> * | | | | | 11 | 21 |
| <i>Ibisia</i> | 2 | | | | | |
| <i>Microphora</i> | | | | | 1 | |
| <i>Pachybates</i> | | | | 3 | | |
| <i>Succinatherix</i> | 2 fósseis (Eoceno / Oligoceno) | | | | | |
| <i>Suragina</i> * | 4 | 1 (NE+NT) | 22 + 1 (OR+PA) | 12 | 3 | 3 |
| <i>Suraginella</i> * | | | | | 1 | |
| <i>Trichacantha</i> | | | | 1 | | |
| <i>Xeritha</i> * | | | | | | 1 |

Tabela 4. Distribuição dos gêneros de Tabanidae. Os gêneros em negrito, marcados com *, foram utilizados nas análises do presente trabalho.

| Gênero | Palaártica | Neártica | Oriental | Afrotropical | Australiana | Neotropical |
|----------------------------|-------------------------------|------------------|----------------------|--------------|-------------|-------------|
| <i>Acanthocera</i> | | | | | | 16 |
| <i>Acellomyia</i> | | | | | | 1 |
| <i>Adersia</i> | | | | 6 | | |
| <i>Aegophagamyia</i> | | | | 38 | | |
| <i>Agkistrocerus</i> | | 3 (NE+NT) | | | | |
| <i>Allomyia</i> | 1 fóssil (Jurássico) | | | | | |
| <i>Alocella</i> | | | | 1 | | |
| <i>Anabasis</i> | 1 | | | | | |
| <i>Anacimas</i> | | 2 | | | | |
| <i>Anaerythropros</i> | | | | | | 2 |
| <i>Ancala</i> | | | | 8 | | |
| <i>Apatolestes</i> | | 14 | | | | 1 |
| <i>Archeomyotes</i> | | | | | | 1 |
| <i>Asaphomyia</i> | | 1 | | | | |
| <i>Atelozella</i> | | | | 2 | | |
| <i>Atelozomyia</i> | | | | 1 | | |
| <i>Atylotus</i> | 40 | 14 | 6 + 1 (OR+ PA+AF) | 13 | | |
| <i>Austromyans</i> | | | | | | 1 |
| <i>Austroplex</i> | | | | | 3 | |
| <i>Baissomyia</i> | 1 fóssil (Cretáceo Inferior) | | | | | |
| <i>Bartolomeudiasiella</i> | | | | 1 | | |
| <i>Betrequia</i> | | | | | | 1 |
| <i>Bolbodimyia</i> | | 3 | | | | 7 |
| <i>Boliviamyia</i> | | 1 | | | | |
| <i>Braunsiomyia</i> | | | | 1 | | |
| <i>Brennania</i> | | 2 | | | | |
| <i>Caenopangonia</i> | | | | | | 3 |
| <i>Caenoprosope</i> | | | | | 5 | |
| <i>Caete</i> | | | | | 88 | 25 |
| <i>Catachlorops</i> | | | | | | 65 |
| <i>Chaetopalpus</i> | | | | | | 1 |
| <i>Chalybosoma</i> | | | | | 3 | |
| <i>Chasmia</i> | | | | | 21 | |
| <i>Chlorotabanus</i> | | 1 | | | | 6 |
| Chrysops * | 55 | 91 | 34 | 46 | 4 | 60 |
| <i>Cryptotylus</i> | | | | | | 6 |
| <i>Cydistomyia</i> | | | 23 | 19 | 87 | |
| <i>Dasybasis</i> | | | | | 83 | 84 |
| <i>Dasychela</i> | | | | | | 7 |
| <i>Dasyrhamphis</i> | 13 | | | | | |
| <i>Diachlorus</i> | | 1 | | | | 25 |
| <i>Dichelacera</i> | | 5 + 1 (NE+NT) | | | | 76 |
| <i>Di cladocera</i> | | | | | | 36 |
| <i>Ectenopsis</i> | | | | | 13 | |
| <i>Ectinocerella</i> | 1 | | | | | |
| <i>Eopangonius</i> | 1 fóssil (Jurássico Superior) | | | | | |
| <i>Eotabanoid</i> | 1 fóssil (Cretáceo Inferior) | | | | | |
| <i>Erioneura</i> | | | | | | 1 |
| <i>Eristalotabanus</i> | | | | | | 1 |
| Esenbeckia * | | 3 | | | | 111 |
| <i>Euancala</i> | | | | 2 | | |
| <i>Eucompsa</i> | | | 2 | | | |
| <i>Eutabanus</i> | | | | | | 1 |
| <i>Fairchildimyia</i> | | | | | | 2 |
| <i>Fidena</i> | | | | | | 98 |
| <i>Gastroxides</i> | | | 3 | | | |
| <i>Glaucops</i> | 3 | | | | | |
| Goniops * | | 1 | | | | |
| <i>Gressittia</i> | 3 | | 8 | 1 | | |
| Haematopota * | 92 | 5 | 185 | 261 | 1 | |
| <i>Hamatabanus</i> | | 3 | | | | |
| <i>Hemichrysops</i> | | | | | | 1 |
| <i>Heptatoma</i> | 2 | | | | | |
| <i>Himantostylus</i> | | | | | | 1 |

Tabela 4. (continuação)

| | | | | | | |
|---------------------------|----------------------------------|-------------------------|----|-----|----|----|
| <i>Hippocentroides</i> | | | 2 | | | |
| <i>Hippocentrum</i> | | | | 5 | | |
| <i>Holcopsis</i> | | | | | | 4 |
| <i>Hybomitra</i> | 146 + 5 (PA+NE) + 1 (PA + OR) | 53 | 15 | 16 | | 2 |
| <i>Hystriomyia</i> | 2 | | | | | |
| <i>Isshikia</i> | 4 | | 1 | | | |
| <i>Japenoides</i> | | | | | 7 | |
| <i>Jashinea</i> | | | | 8 | | |
| <i>Lepiselaga</i> * | | | | | | 1 |
| <i>Leptapha</i> | | | | | | 1 |
| <i>Leucotabanus</i> * | | 2 | | | | 14 |
| <i>Lilaea</i> | | | | | 1 | |
| <i>Limata</i> | | | | 10 | | |
| <i>Lissimas</i> | | | 3 | | 5 | |
| <i>Mackerrasia</i> | | | | 2 | | |
| <i>Melissomorpha</i> | | | 1 | | | |
| <i>Merycomyia</i> | | 2 | | | | |
| <i>Mesomyia</i> * | | | | 35 | 19 | 1 |
| <i>Mesopangonius</i> | | | 2 | | | |
| <i>Microtabanus</i> | | 1 | | | | |
| <i>Mycteromyia</i> * | | | | | | 15 |
| <i>Myiotabanus</i> | | | | | | 2 |
| <i>Nagatomyia</i> | 1 | | | | | |
| <i>Nanorrhynchus</i> | 1 | | | | | |
| <i>Neavella</i> | | | | 5 | | |
| <i>Nemoriusi</i> | 6 | | 1 | | | |
| <i>Neobolbodimyia</i> | | | | | | 1 |
| <i>Neochrysops</i> | | 1 | | | | |
| <i>Oiobrachyceron</i> | 1 fóssil (Jurássico Superior) | | | | | |
| <i>Oldroydiella</i> | | | | 2 | | |
| <i>Oopelma</i> | | | | | | 1 |
| <i>Orgizocella</i> | | | | 2 | | |
| <i>Orgizomyia</i> | | | | 1 | | |
| <i>Orsobrachyceron</i> | 1 fóssil (Superior Jurássico) | | | | | |
| <i>Pachyschelomyia</i> * | | | | | | 1 |
| <i>Palaepangonius</i> | 1 fóssil (Jurássico Superior) | | | | | |
| <i>Pangonius</i> | 37 | | | | | |
| <i>Paulianomyia</i> | | | | 1 | | |
| <i>Pauromyia</i> | 1 fóssil (Jurássico Superior) | | | | | |
| <i>Pegasomyia</i> | | 2 | | | | |
| <i>Phaeotabanus</i> * | | | | | | 13 |
| <i>Phibalomyia</i> | | | | | 1 | |
| <i>Philipomyia</i> | 3 | | | | | |
| <i>Philipota</i> | | | 2 | | | |
| <i>Phylipotabanus</i> * | | | | | | 26 |
| <i>Philoliche</i> * | 1 | | 7 | 111 | 4 | |
| <i>Pityocera</i> * | | | | | | 6 |
| <i>Poeciloderas</i> * | | | | | | 8 |
| <i>Promycteromyia</i> | | | | | | 5 |
| <i>Protodasyapha</i> * | | | | | | 3 |
| <i>Protosilvius</i> * | | | | | | 5 |
| <i>Pseudacanthocera</i> * | | | | | | 3 |
| <i>Pseudopangonia</i> | | | | | 1 | |
| <i>Pseudotabanus</i> | | | | | 20 | 3 |
| <i>Rhigioglossa</i> | | | | 13 | | |
| <i>Rhinomyza</i> | | | 4 | | | |
| <i>Roquezia</i> | | | | | | 1 |
| <i>Scaptia</i> * | | | | | 88 | 25 |
| <i>Scepsis</i> | | | | | | 1 |
| <i>Scione</i> * | | | | | | 40 |
| <i>Selasoma</i> * | | | | | | 1 |
| <i>Silvestriellus</i> | | | | | | 4 |
| <i>Silvius</i> | 18+1 fóssil (Eoceno /Oligoceno) | 11+1 fóssil (Oligoceno) | 6 | | | 4 |
| <i>Sphecodemyia</i> | | | | 5 | | |
| <i>Spilotabanus</i> * | | | | | | 2 |

Tabela 4. (continuação)

| | | | | | | |
|--------------------------|---|--|------------------------------------|-----|----|-----------------------------|
| <i>Stenotabanus</i> * | | 4 + 5 (NE+NT) | | | | 85+2 fósseis (Terciário) |
| <i>Stibasoma</i> | | | | | | 21 |
| <i>Stigmatophthalmus</i> | | | | | | 1 |
| <i>Stonemyia</i> * | 5 | 6 | | | | |
| <i>Stuckenbergina</i> | | | | 2 | | |
| <i>Stypommisa</i> | | | | | | 33 |
| <i>Surcoufia</i> | 1 | | | | | |
| <i>Sznablomyia</i> | 1 | | | | | |
| <i>Tabanocella</i> | | | | 31 | | |
| <i>Tabanus</i> * | 296 + 4 fósseis (Eoceno/Oligoceno /Plioceno) + 9 (PA+AF) + 1 (PA+AF+OR) | 95+3 fósseis (Mioceno / Oligoceno) + 33 (NE+NT) | 449 + 10 (OR+PA) + 5 (OR+AU) | 148 | 84 | 170 |
| <i>Teskeyellus</i> | | | | | | 1 |
| <i>Thaumastocera</i> | | | 1 | 3 | | |
| <i>Therevopangonia</i> | | | | | 1 | |
| <i>Theriopectes</i> | 7 | | | 5 | | |
| <i>Thriambeutes</i> | | | | 4 | | |
| <i>Udenocera</i> | | | 1 | | | |
| <i>Udenoceroides</i> | | | 1 | | | |
| <i>Veprius</i> | | | | | | 9 |
| <i>Whitneyomyia</i> | | 1 | | | | |
| <i>Zophina</i> | | 1 (NE+NT) | | | | |

Tabela 5. Distribuição dos gêneros de Vermileonomorpha. Os gêneros em negrito, marcados com *, foram utilizados nas análises do presente trabalho.

| Gênero | Paleártica | Neártica | Oriental | Afrotropical | Australiana | Neotropical |
|----------------------|---------------------------------|----------|----------|--------------|-------------|-------------|
| <i>Alhajarmyia</i> | | | | 1 | | |
| <i>Isalomyia</i> * | | | | 1 | | |
| <i>Lampromyia</i> * | 9 | | | 4 | | |
| <i>Leptynoma</i> | 1 | | | 6 | | |
| <i>Namaquanyia</i> * | | | | 1 | | |
| <i>Protovermileo</i> | 1 fóssil (Eoceno/ Oligoceno) | | | | | |
| <i>Vermileo</i> * | 2 | 3 | | 1 | | 4 |
| <i>Vermilynx</i> | | | | 2 | | |
| <i>Vermiophis</i> | 7 | | | | | |
| <i>Vermipardus</i> * | | | | 13 | | |
| <i>Vermitigris</i> | | | 4 | | | |

LISTA DE MATERIAL

Lista dos espécimes examinados, com informações das etiquetas e sigla da instituição entre chaves.

TABANIDAE

1. *Goniops chrysocoma* (Osten Sacken, 1875). ♂. Det. L.L. Pechuman. Tompkins Co. N.Y. R.A. Morse & C. Zmarlicki cols. 31VII63 [MZSP].
2. *Haematopota pluvialis* (Linnaeus, 1758). ♀. Det. W. Schacht, 1971. Bayern, Gaden b. Freising 25.7.1971, leg. W. Schacht. [MZSP].
3. *Haematopota pluvialis* (Linnaeus, 1758). ♂. Det. W. Schacht, 1971. Bayern, Gaden b. Freising 27.7.1971, leg. W. Schacht. [MZSP].
4. *Lepiselaga (Lepiselaga) crassipes* (Fabricius, 1805). ♂. Boca do Cuminá-Miri, Oriximiná, PA. 19-26.I.1968. Exp. Perm. Amaz. [MZSP].
5. *Lepiselaga (Lepiselaga) crassipes* (Fabricius, 1805). ♀. Fazenda Taperinha, Santarém, PA. Brasil. X-XI, 1970, Exp. Perm. Amaz. [MZSP].
6. *Leucotabanus exaestuans* (Linnaeus, 1758). ♀. Est. S. Paulo, Tamoio, Rio Jacaré. Barreto col. XII – 44. [MZSP]
7. *Leucotabanus exaestuans* (Linnaeus, 1758). ♂. Itambacari, MG - XI - 56. Barreto col. [MZSP].
8. *Mesomyia carbo*. ♂. Pangipulli, Chile. 19-I-1945. [MZSP].
9. *Mycteromyia* sp. ♂. Fda. S. Lorenzo de Queime, E. Concepción, Chile. I-1970. L.E. Peña col. [MZSP].
10. *Mycteromyia* sp. ♂. La Obra, Santiago, Chile. XI-51 [MZSP].
11. *Pachyschelomyia notopleuralis* Barretto, 1950. ♀. Paraguay. Caa. Guzaú. XII-48. Col. Duret. [MZSP].
12. *Pachyschelomyia notopleuralis* Barretto, 1950. ♀. Paraguay. Caa. Guzaú. XII-48. Col. Duret. [MZSP].
13. *Phaeotabanus limpidapex* (Wiedemann, 1828). ♀. Est. R. Janeiro, Itatiaia. Faz. Serra, 1000m, II-45, Barreto col. [MZSP].
14. *Phaeotabanus limpidapex* (Wiedemann, 1828). ♀. Paraguay, Mboveno, II-42, Sehade leg.[MZSP].
15. *Philipotabanus (Phaeotabanus) magnificus* (Krober, 1934). ♀. Boqueron Riv. Pan. VI, 07. August Busck. [MZSP].
16. *Philipotabanus (Philipotabanus) keenani* (Fairchild, 1947). ♂. Colombia, Isla Gorgona. Tabanus (Philipo). Beenani Felia. [MZSP].
17. *Pilimas* sp. ♂. Det. L.L. Pechuman 1947. Robson, B.C., 24.VII.45, H.R.Foxlee [MZSP].

18. *Pilimas* sp. ♀. Robson, B.C., 30.VII.1947, H.R.Foxlee [MZSP].
19. *Pityocera (Elaphella) cervus* (Wiedemann, 1828). ♀. F. Val det. Igarapé Gurupi-Una, Aldeia Araçu, MA. 50 km E de Canindé. II, 1966, Malkin col. [MZSP].
20. *Pityocera (Pseudelaphella) nana* (Walker, 1850). ♂. Viannópolis, Goyaz. R. Spitz, III, 1930. [MZSP]
21. *Poeciloderas quadripunctatus* (Fabricius, 1805). ♂. RA. Misiones. Paso de los libres. 4.XI.1948. cell. Biraberc
22. *Poeciloderas quadripunctatus* (Fabricius, 1805). ♀. Argentina, Tucumán, San Jarrier, 3-XII-47, col. Duret [MZSP].
23. *Protodasyapha* sp. ♀. Rio Maipo, Santiago, Chile. XII, 1969. L.E.Peña col. [MZSP].
24. *Protodasyapha* sp. ♂. Termas, Tolhuaca, Chile. 20.I.1950. L.E. Peña col. [MZSP].
25. *Protodasyapha* sp. ♀. Neuguler, Lhas Lhas, II.52. Col. Duret [MZSP].
26. *Protosilvius* sp. ♀. SP – Eug. Lefevre: 1200 m. C. Jordão – 23. JAN. 1963. J. Guimarães, Medeiros, L. Silva, A. Rocha & L.T.F. [MZSP].
27. *Protosilvius* sp. ♂. SP – Eug. Lefevre: 1200 m. C. Jordão – 23. JAN. 1963. J. Guimarães, Medeiros, L. Silva, A. Rocha & L.T.F. [MZSP].
28. *Pseudacanthocera sylveirii* (Macquart, 1838). ♀. 1936, J. Lane det. Juquiá, SP. J.Lane, XI, 1929. [MZSP].
29. *Pseudacanthocera sylveirii* (Macquart, 1838). ♀. Det. Kroker, 1932. 61670. São Paulo, Est. Alto da Serra. II-1923 [MZSP].
30. *Scaptia (Lepmia) molesta* (Wiedemann, 1828). ♀. Est. S. Paulo, Cantareira, Chapadão. 8-1946. Barretto col. [MZSP].
31. *Scaptia* sp. ♂. Contulmo, Arauco, Chile. 23.II.1968. Sanfeliú col. [MZSP].
32. *Scaptia (Pseudoscione) viridiventrís* (Macquart, 1838). ♂. Los Maquis, Curicó, Chile, 8.I.1968, L.E. Peña col. [MZSP].
33. *Scaptia (Pseudoscione) viridiventrís* (Macquart, 1838). ♀. Pto. Oscuro, Coquimbo, Chile, X.1961. L.E. Peña col. [MZSP].
34. *Scaptia (Pseudoscione) viridiventrís* (Macquart, 1838). ♀. Santiago, Chile. X.1969. L.E. Pena col. [MZSP].
35. *Scione fulva* Ricardo, 1902. ♂. Argentina, Jujun, T. de Reyes, 20-III-48. Col. Duret [MZSP].
36. *Scione fulva* Ricardo, 1902. ♀. Bolívia. [MZSP].
37. *Scione fulva* Ricardo, 1902. ♀. Bolívia. [MZSP].
38. *Selasoma tibiale* (Fabricius, 1805). ♀. Det. Varoli. São Paulo. 22-3-40. Lavinia, Coll. Varoli. [MZSP].
39. *Selasoma tibiale* (Fabricius, 1805). ♀. Ouro Preto, MG, Brasil. 23.II.1962. J. Bechyné col. [MZSP]

40. *Spilotabanus multiguttatus* (Krober, 1930). ♀. Baños 1600 to 1900m. Tungurahua, Ecuador. Wm. C. MacIntyre Collector [MZSP].
41. *Stenotabanus (Phorcotabanus) cinereus* (Wiedemann, 1821). ♀. As Pedras, PA. R. Cuminámiri. Brasil, IX-X-1969, Exp. Perm. Amaz. [MZSP].
42. *Stenotabanus (Phorcotabanus) cinereus* (Wiedemann, 1821). ♂. Paraguay. Vila Rica. I-47. Shade col. [MZSP].
43. *Stenotabanus* sp. 20-III-51. ♂. Corrientes, Col. Pellegrini. Col. Duret. [MZSP].
44. *Stenotabanus* sp. 20-III-51. ♀. Corrientes, Col. Pellegrini. Col. Duret. [MZSP].
45. *Stonemyia rasa* (Loew, 1869). ♀. Det. H.J. Teskey. Lot 16-Conc. 1, Charlotteville, Twp. Norfolk Co. ONT., 8.VIII.72, D.M.Wood [MZSP].
46. *Stonemyia tranquilatus* (Osten Sacken, 1875). ♂. Great Smoky Mt. N.P., N.C. Tenn. 8-VII-1957. W.R.M. Mason. Indian Gap, 5200 [MZSP].
47. *Stonemyia tranquilatus* (Osten Sacken, 1875). ♀. Det. H.J. Teskey. Chamcook Hill. Summit. 637'. Chamcook, N.B. 13. VII. 1965. G.E. Shewell. [MZSP].
48. *Tabanus carneus* Bellardi, 1859. ♂. R.G Norte Ceará Mirim, X-1940, Shannon col. [MZSP].
49. *Tabanus carneus* Bellardi, 1859. ♂. R.G Norte Ceará Mirim, X-1940, Shannon col. [MZSP].
50. *Tabanus carneus* Bellardi, 1859. ♀. R.G Norte Ceará Mirim, X-1940, Shannon col. [MZSP].

EXERETONEURIDAE

51. *Exeretoneura* sp. ♀. S.J. Paramonov det. Klandra NSW, 10 Mar 1960, E.F.Riek. Presented by ANIC, Canberra. [MZSP]
52. *Exeretoneura* sp. ♂. S.J. Paramonov det. Klandra NSW, 10 Mar 1960, E.F.Riek. Presented by ANIC, Canberra. [MZSP]

COENOMYIDAE

53. *Anacanthaspis bifasciata* Roder, 1889. ♂. Jablonia, Mandchuria, Weymann, VII-1940.
54. *Dialysis rufithorax* (Say, 1823). ♂. Potomac River, at Scott Run, FairfaxCo.Va, Vi-7-1955. CW Sabrosky collector [MZSP].
55. *Dialysis elongata* (Say, 1823). ♂. Redding CT, 18 July'30, ALMelander, ALMelander collection, 1961 [MZSP].
56. *Coenomyia ferruginea* (Scopoli, 1763). ♂. Brant, Mich. Saginaw Co. May 30, 1953. G. Steyskal [MZSP].
57. *Coenomyia ferruginea* (Scopoli, 1763). ♀. Det. L.L. Pechuman. Ithaca, NY. 11 June 1965. L.L. Pechuman col. [MZSP].

58. *Arthropeas magna* Johnson, 1913. ♂. Det. H.J. Teskey. Jumping Pd. Cr. 20mi. W. Calgary, ALTA, 3 July, K.C. Hermann'62 [MZSP].

RACHICERIDAE

59. *Rachicerus* sp. ♂. Mury, Nova Friburgo, Rio de Janeiro, Br. XII, 1974, Gred & Guimarães col. [MZSP].

HETEROSTOMIDAE

60. *Heterostomus curvipalpis* Bigot, 1857. ♂. Piscicultura, R. Blanco, 1600m. Aconcagua, Chile, XII. 1963. L.E. Peña col. [MZSP].
61. *Heterostomus curvipalpis* Bigot, 1857. ♀. B.R. Stuckenberg det. 1968. Chile, El Peumo, Prov. Santiago, XI-1949 [MZSP].
62. *Heterostomus curvipalpis* Bigot, 1857. ♀. Rincón El Arbol, Aculeo. Santiago, Chile. X, 1969. L.E. Peña col. [MZSP].

XYLOPHAGIDAE

63. *Xylophagus reflectens* Walker, 1848. ♂. Neel Gap, Ga. 4-28-46. P.W. Fattig. [MZSP].

ATHERICIDAE

64. *Atherix variegata* Walker, 1848. ♂. Collection J.M. Aldrich. H.G. Dyag collector. Big Timber Mont. July 14 1917 [MZSP].
65. *Atherix variegata* Walker, 1848. ♂. Det. A.E.Pritchard. Minneapolis, Minn. Miss. R. near "U". May 25, 1922. Wm. E. Hoffmann [MZSP].
66. *Dasyomma* sp. R. ♀. Det. B.R. Stuckenberg, 1968. Argentina, Tucuman, Tafi del Valle, R. Golbach col., 6/12-XII-1947 [MZSP].
67. *Dasyomma trivitattum* Malloch, 1932. ♀. Argentina, Bariloche. Cerro Catedral. Lane, Coscaron & Capri. I. 1962 [MZSP].
68. *Suragina* sp. ♀. Mazandaran Prov. 9-12-VI-1964 John Neal, IRAN, Camp 23, 150 km. W. of Bojnurd [MZSP].
69. *Xeritha* sp. ♀. Det. B.R. Stuckenberg, 1968. Rio de Janeiro, Itatiaia. Macieiras, 1800 mts. C.d' Andretta. I-1948 [MZSP].

RHAGIONIDAE

70. *Arthroceras pollinosum* Williston, 1886. Det. A. Nagatomi, 1965. ♀. Doolittle Ranch, 9800' Mt. Evans. COLO. 6-VIII, J.G.Chillcott'61 [MZSP].
71. *Arthroteles cinerea* Stuckenberg, 1956. Paratype. ♀. Cathedral Peak area, Natal Drakensberg Alt. 7700 ft. 20 Mar. 1955, B. Stuckenberg [MZSP].

72. *Atherimorpha lamasi* Santos, 2005. Holótipo. ♂. Est. do Rio, Itatiaia, Maromba, 8-1946 [MZSP].
73. *Atherimorpha lamasi* Santos, 2005. Parátipo. ♀. Est. do Rio, Itatiaia, Maromba, 8-1946 [MZSP].
74. *Atherimorpha lamasi* Santos, 2005. Parátipo. ♂. Est. do Rio, Itatiaia, Maromba, 8-1946 [MZSP].
75. *Atherimorpha lamasi* Santos, 2005. Parátipo. ♀. BR/MG/Sapucaí-Mirim. Cidade Azul – 1400m. 6 SET 1953 – Trav. F. Pd. Pereira & Medeiros [MZSP].
76. *Atherimorpha lamasi* Santos, 2005. Parátipo. ♂. BR/MG/Sapucaí-Mirim. Cidade Azul – 1400m. 6 SET 1953 – Trav. F. Pd. Pereira & Medeiros [MZSP].
77. *Atherimorpha scutellaris* Malloch, 1932. ♂. Dalcahue, I. Chiloé, Chile. IV.1968. L.E. Peña col. [MZSP].
78. *Atherimorpha scutellaris* Malloch, 1932. ♂. Dalcahue, I. Chiloé, Chile. IV.1968. L.E. Peña col. [MZSP].
79. *Bolbomyia macgillisi* Chillcott, 1961. ♂. Det. H.J. Teskey. Kitsumkalum L. 20 mi. N. Terrace C.C. 31.V.1960, G.E.Shewell [MZSP].
80. *Chrysopilus balbii* Santos & Amorim, 2007. Holótipo. ♂. BRAZIL, State of São Paulo, Salesópolis, Estação Biológica Boracéia, 29/V/1968, Nelson Papavero col. [MZSP]
81. *Chrysopilus balbii* Santos & Amorim, 2007. Parátipo. ♀. Estado de São Paulo, Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, 23° 21' 43''S 44° 49'22''W, 24/I/2002, N.W. Perioto & eq. cols. [MZSP].
82. *Chrysopilus balbii* Santos & Amorim, 2007. Parátipo. ♀. Estado de São Paulo, Ribeirão Grande, Pq. Est. Intervalles, Barra Grande, 24° 12'S–24° 32'S 48o 03'W–43° 32'W, 10-13/XII/2000, M.T. Tavares & eq. cols. [MZSP].
83. *Chrysopilus capillosus* Santos & Amorim, 2007. Holótipo. ♂. BRAZIL, Estado de São Paulo, Cubatão, 15/XII/1955, d'Andretta, Pereira, Werner & Martinez cols. [MZSP].
84. *Chrysopilus capillosus* Santos & Amorim, 2007. Parátipo. ♀. Brasil, Estado de São Paulo,
85. *Chrysopilus fascipennis* Bromley & Curran, 1931. ♀. Fazenda Taperinha, Santarém, PA. Brasil. X-XI, 1970. Exp. Perm. Amaz. [MZSP].
86. *Chrysopilus fascipennis* Bromley & Curran, 1931. ♀. Porto Platon. Terr. Amapá BRASIL, 21 IX-1957, J.Lane leg. [MZSP].
87. *Chrysopilus fascipennis* Bromley & Curran, 1931. ♂. Fazenda Taperinha, Santarém, PA. Brasil. X-XI, 1970. Exp. Perm. Amaz. [MZSP].
88. *Chrysopilus fascipennis* Bromley & Curran, 1931. Holótipo. ♂. Kartabo, British Guiana, I-V/1921, Bromley col. [AMNH].
89. *Chrysopilus phaeopterus* Santos & Amorim, 2007. Holótipo. ♂. BRAZIL, State of Amapá, Serra do Navio, 2/X/1957, K. Lenko col. [MZSP].

90. *Chrysopilus phaeopterus* Santos & Amorim, 2007. Parátipo. ♀. BRAZIL, State of Amapá, Serra do Navio, 2/X/1957, K. Lenko col. [MZSP].
91. *Chrysopilus plaumanni* Santos & Amorim, 2007. Holótipo. ♂. BRAZIL, Estado de Santa Catarina, Nova Teutônia, 300-500m, X/1971, Fritz Plaumann col. [MZSP].
92. *Chrysopilus plaumanni* Santos & Amorim, 2007. Parátipo. ♀. BRAZIL, Estado de Santa Catarina, Nova Teutônia, 300-500m, I/1966-XI/1971 [MZSP].
93. *Chrysopilus semipictus* Santos & Amorim, 2007. Holótipo. ♂. BRAZIL, Estado de Rio de Janeiro, Parque Nacional Itatiaia, Maromba, VIII/1946, Barreto col. [MZSP].
94. *Chrysopilus semipictus* Santos & Amorim, 2007. Parátipo. ♀. BRAZIL, Estado de Rio de Janeiro, Parque Nacional Itatiaia, Maromba, VIII/1946, Barreto col. [MZSP].
95. *Neorhagio caligatus* Santos, 2006. Holótipo. ♂. MEXICO, Reserva El Triunfo, Sendero Mono, Jaltenango, 6840m, 15° 39'N 92° 48'W, 19-22/VII/1997, Malaise trap, A. González col. [MZFC]
96. *Neorhagio caligatus* Santos, 2006. Parátipo. ♀. MEXICO, Reserva El Triunfo, Sendero Mono, Jaltenango, 6840m, 15° 39'N 92° 48'W, 19-22/VII/1997, Malaise trap, A. González col. [MZFC]
97. *Neorhagio caligatus* Santos, 2006. Parátipo. ♀. MEXICO, Reserva El Triunfo, Sendero Mono, Jaltenango, 6840m, 15° 39'N 92° 48'W, 19-22/VII/1997, Malaise trap, A. González col. [MZFC]
98. *Neorhagio caligatus* Santos, 2006. Parátipo. ♂. MEXICO, Reserva El Triunfo, Sendero Mono, Jaltenango, 6840m, 15° 39'N 92° 48'W, 19-22/VII/1997, Malaise trap, A. González col. [MZFC]
99. *Neorhagio nagatomii* Santos, 2006. Holótipo. ♂. MEXICO:CHIAPAS. Reserva El Triunfo, Sendero Palo Gordo, Jaltenango, 19-22.vii.1997. A. González Hdz., J.B.Woolley, L. Montoya CIB 97-053. Trampa Malaise Altitud 6400'' N 15°39'22'' W 92° 48' 31'' [MZFC].
100. *Neorhagio nagatomii* Santos, 2006. Parátipo. ♀. MEXICO:CHIAPAS. Reserva El Triunfo, Sendero Palo Gordo, Jaltenango, 19-22.vii.1997. A. González Hdz., J.B.Woolley, L. Montoya CIB 97-053. Trampa Malaise Altitud 6400'' N 15°39'22'' W 92° 48' 31'' [MZFC].
101. *Pelecorhynchus elegans* (Philippi, 1865). ♂. Chile, Los Angeles. Bio-Bio, 15-I-1950 [MZSP].
102. *Pelecorhynchus* sp. ♂. Valdivia, jan. 1966. [MZSP].
103. *Pelecorhynchus xanthopleura* (Philippi, 1865: 726). ♂. Pucazrihue, Costa. Osorno, Chile. III.1968. A. Salgado [MZSP].
104. *Ptiolina alberta* Leonard, 1931. ♀. Moosehorn Lake, B.C. 27-VII, 1960, 132° 07', 58° 10', R. Pilfrey 4500'. Attracted to clothes on line [MZSP].

105. *Ptiolina alberta* Leonard, 1931. ♂. Moosehorn Lake, B.C. 27-VII, 1960, 132° 07', 58° 10', R. Pilfrey 4500'. Attracted to clothes on line [MZSP].
106. *Rhagio mystaceus* (Macquart, 1840). ♂. Det. H.J. Teskey. Duncan Lake, Nr. Rupert, Que. June, 12, 1969. J.F.McAlpine [MZSP].
107. *Rhagio mystaceus* (Macquart, 1840). ♀. Wakefield, QUE. 12-V-1965. K. Botte. [MZSP].
108. *Rhagio vertebratus* (Say, 1823). ♀. Det.. H.J. Teskey. Kentiville, N.S. July – 1924. R.P.Gorham [MZSP].
109. *Spaniopsis* sp. ♀. G. Hardy Katoomba, 6 Jan. 1954 [MZSP].
110. *Symphoromyia atripes* Bigot, 1887. ♀. Det. J.L.L. Pechuman. Mt. Baker, Wash. Picture Lake, July 21, 1936. H.H. Rose [MZSP].
111. *Symphoromyia thoracica* Bigot, 1887. ♀. SoFkMeadows 10/7/48 CAL J.L.Sperry [MZSP].
112. *Symphoromyia thoracica* Bigot, 1887. ♀. SoFkMeadows 12/07/48 CAL J.L.Sperry [MZSP].

FIGURAS

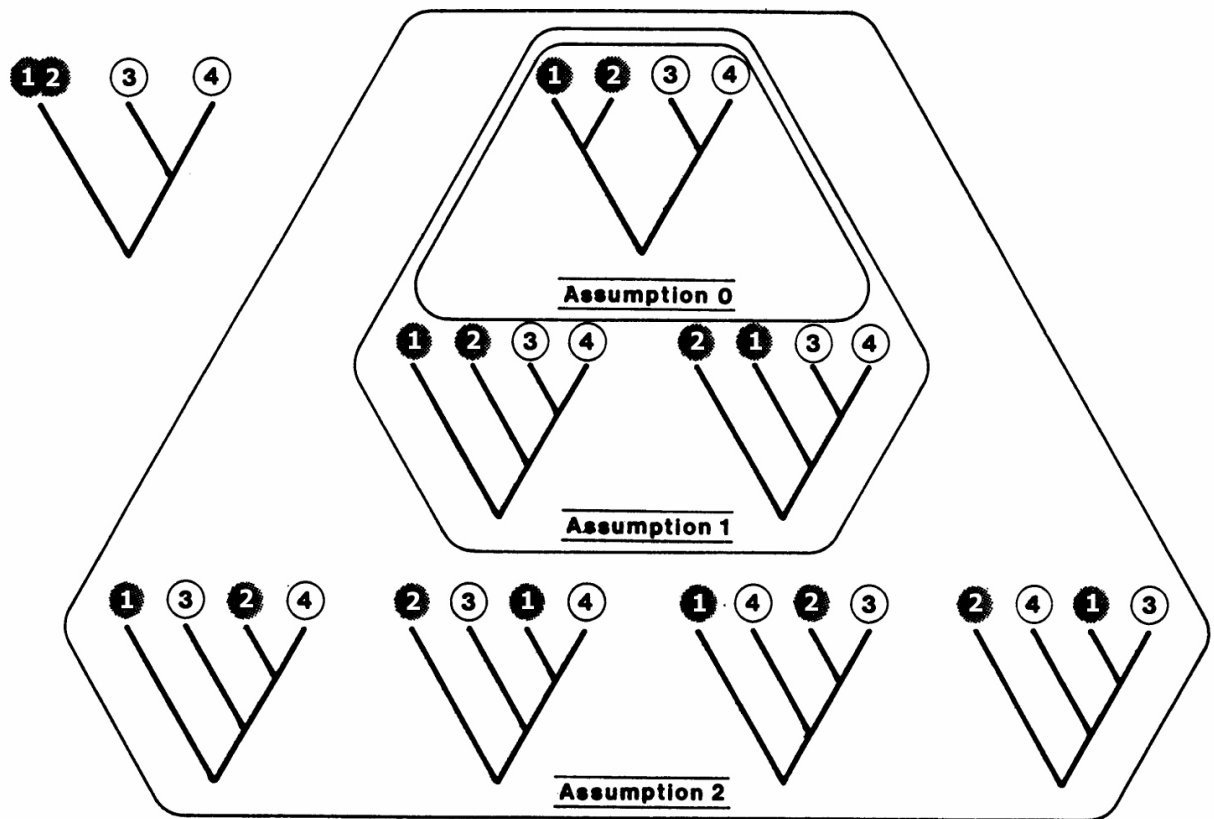


Figura 1. Cladograma com um táxon de ampla distribuição nas áreas 1 e 2 e a aplicação dos pressupostos (*assumptions*) 0, 1 e 2 para produzir cladogramas de área resolvidos (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

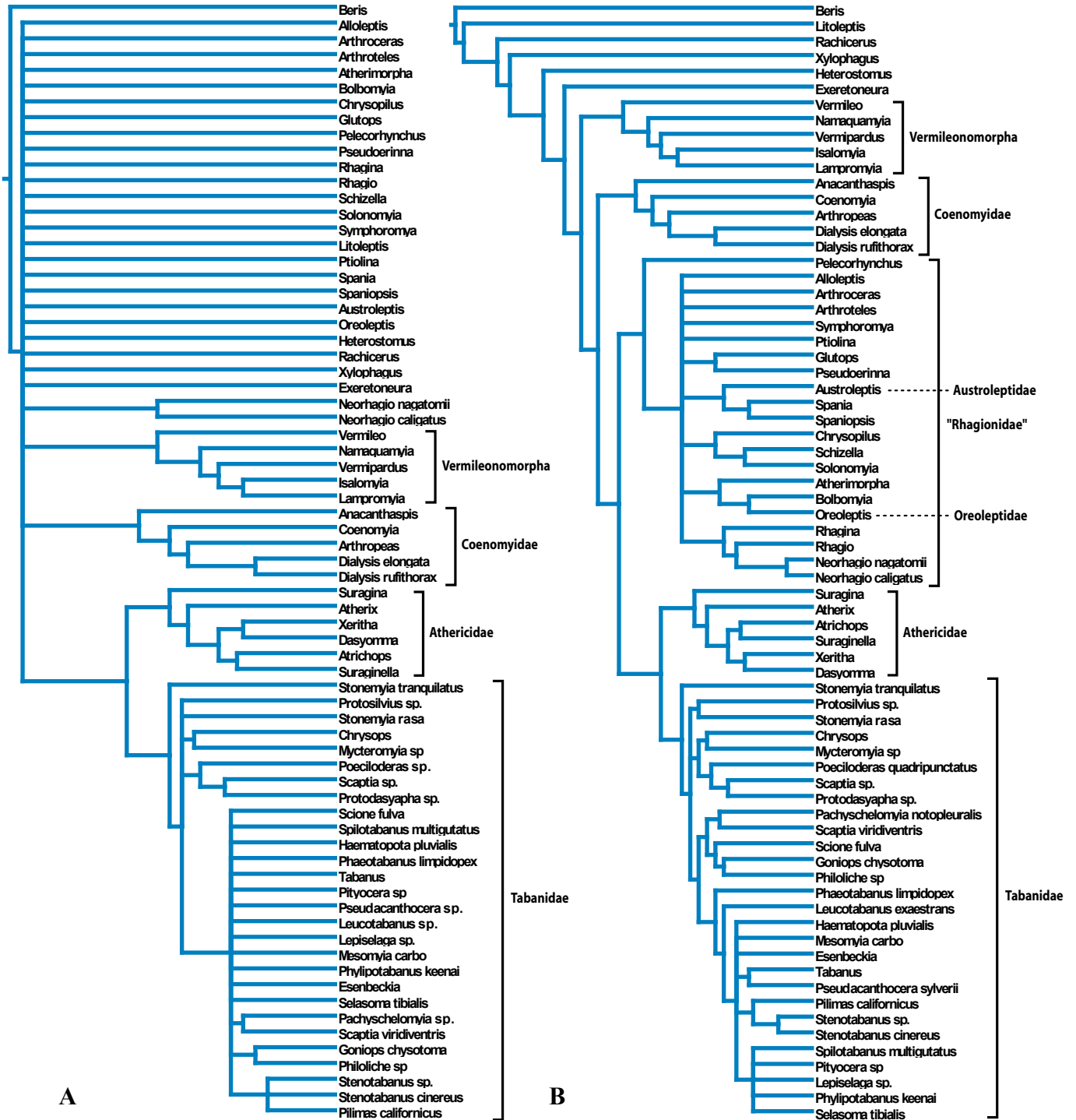


Figura 2. Cladogramas obtidos sem qualquer tipo de pesagem. **A.** Consenso estrito. **B.** Consenso de maioria (50%).

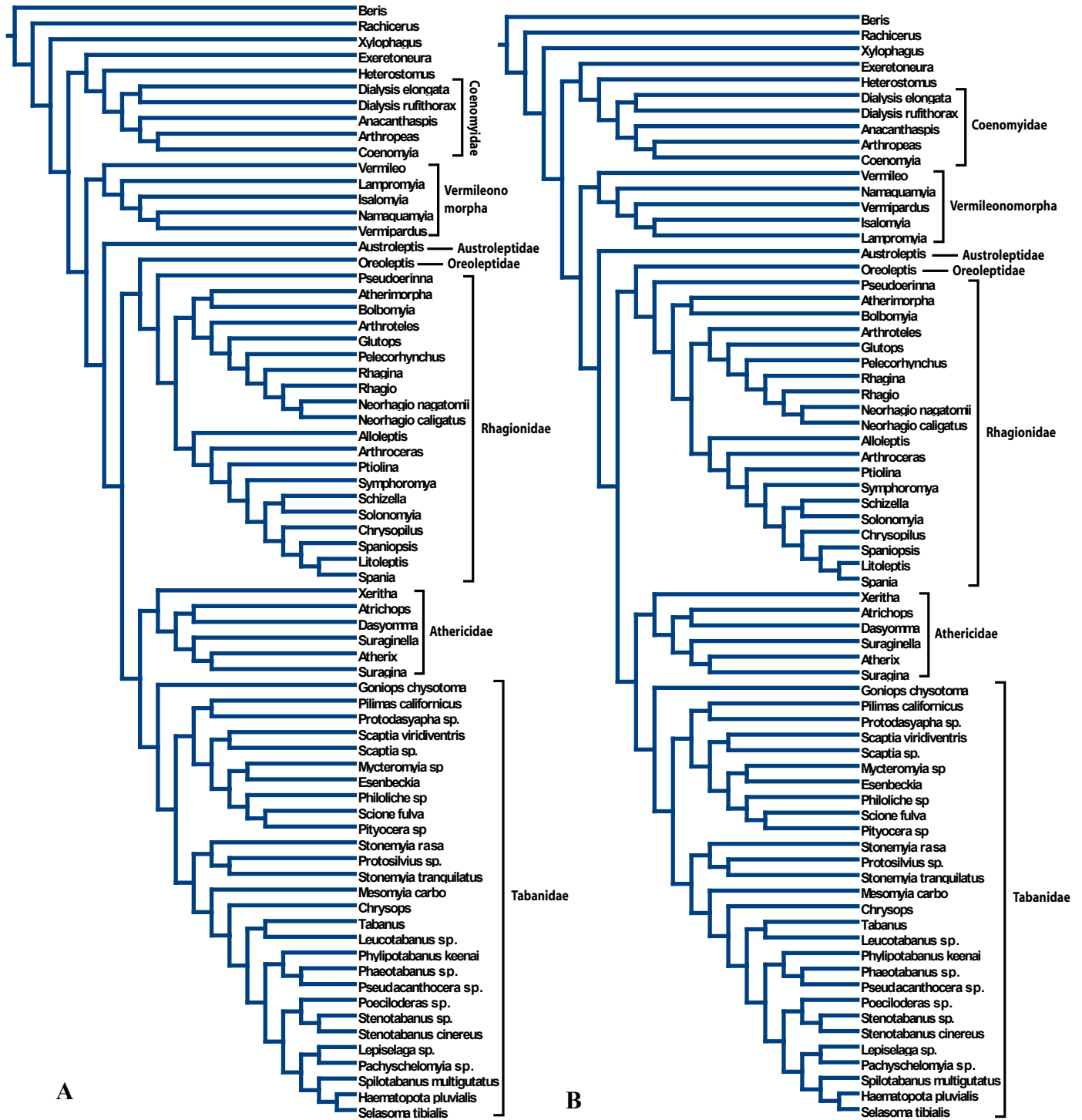


Figura 3. Cladogramas obtidos com pesagem implícita. **A.** Cladograma para $k=1$. **B.** Cladograma para $k=2$.

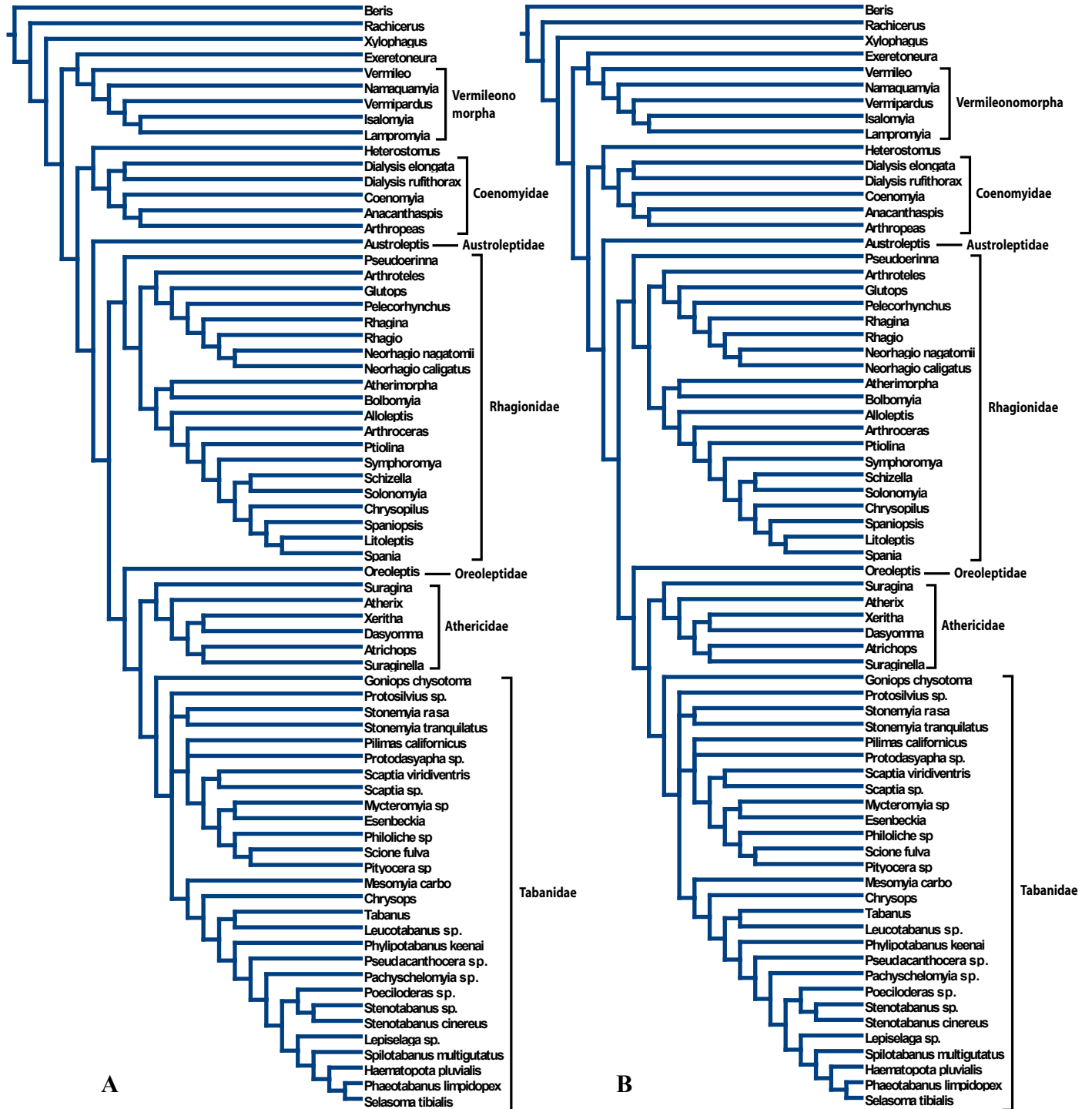


Figura 4. Cladogramas obtidos com pesagem implícita. **A.** Cladograma de consenso para $k=3$. **B.** Cladograma de consenso para $k=4$.

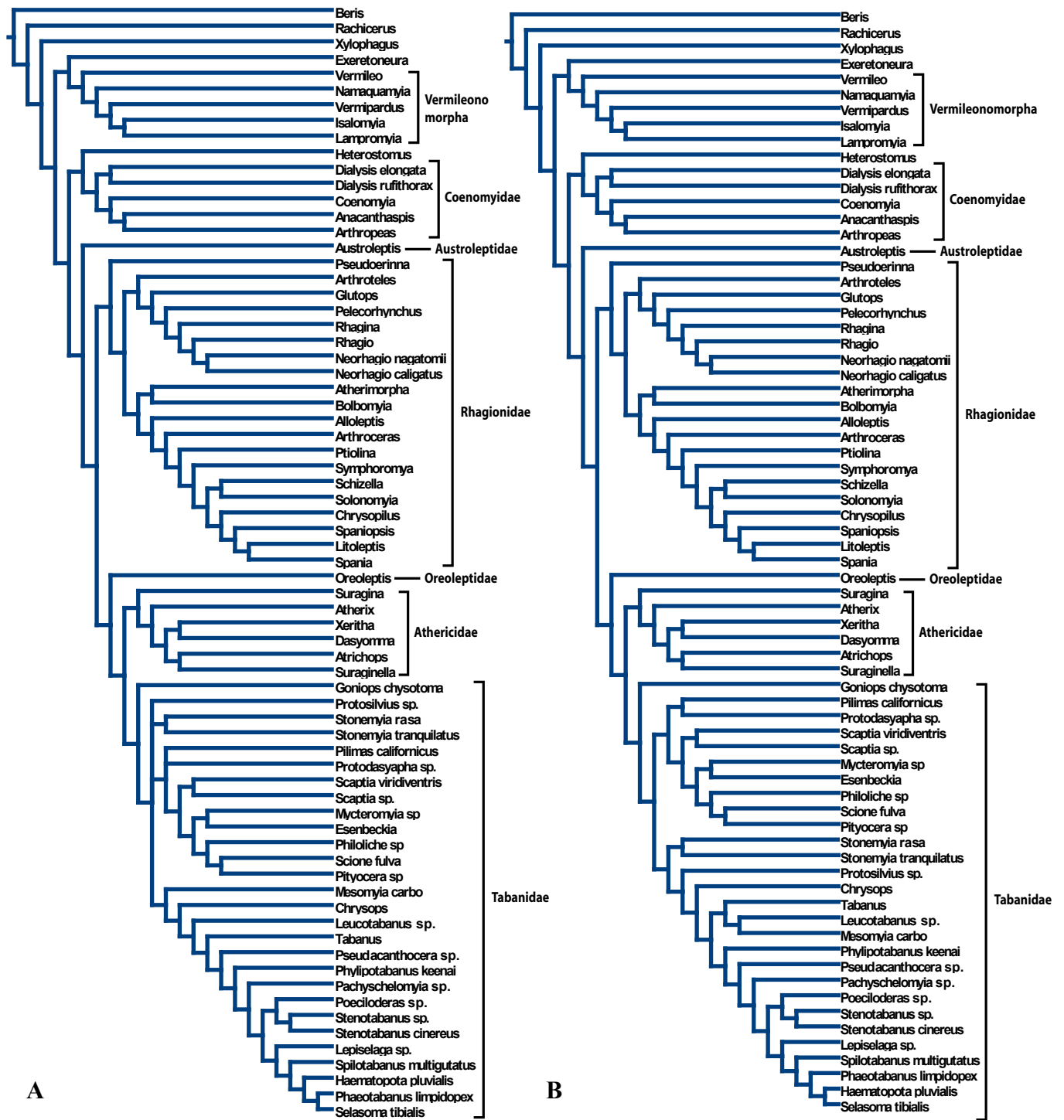


Figura 5. Cladogramas obtidos com pesagem implícita. A. Cladograma para $k=5$. B. Cladograma para $k=6$.

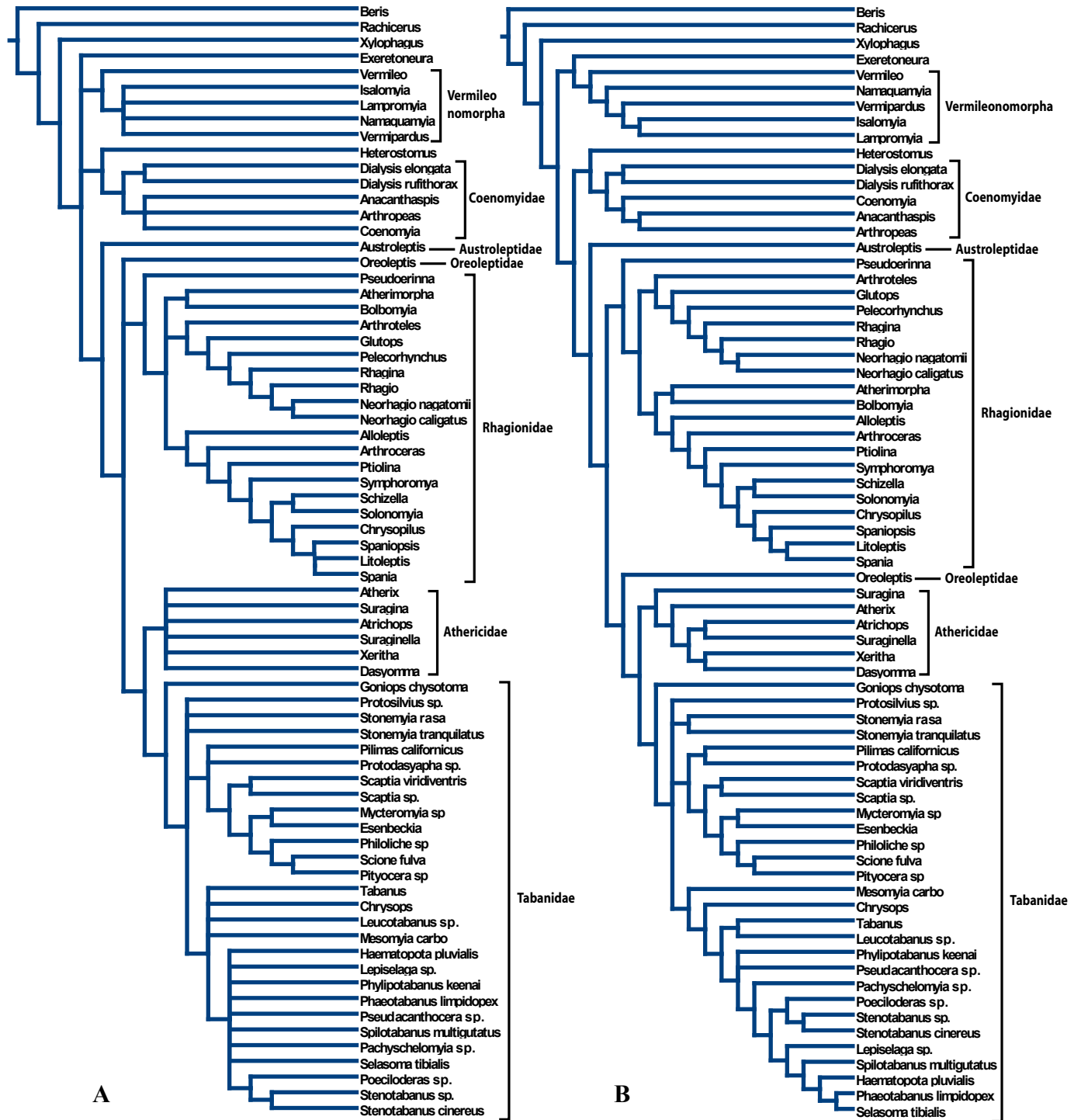


Figura 6. Consenso dos cladogramas obtidos com pesagem implícita e valores de k entre 1 e 6. **A.** Consenso estrito. **B.** Consenso de maioria (50%).

infraordem TABANOMORPHA S.S.

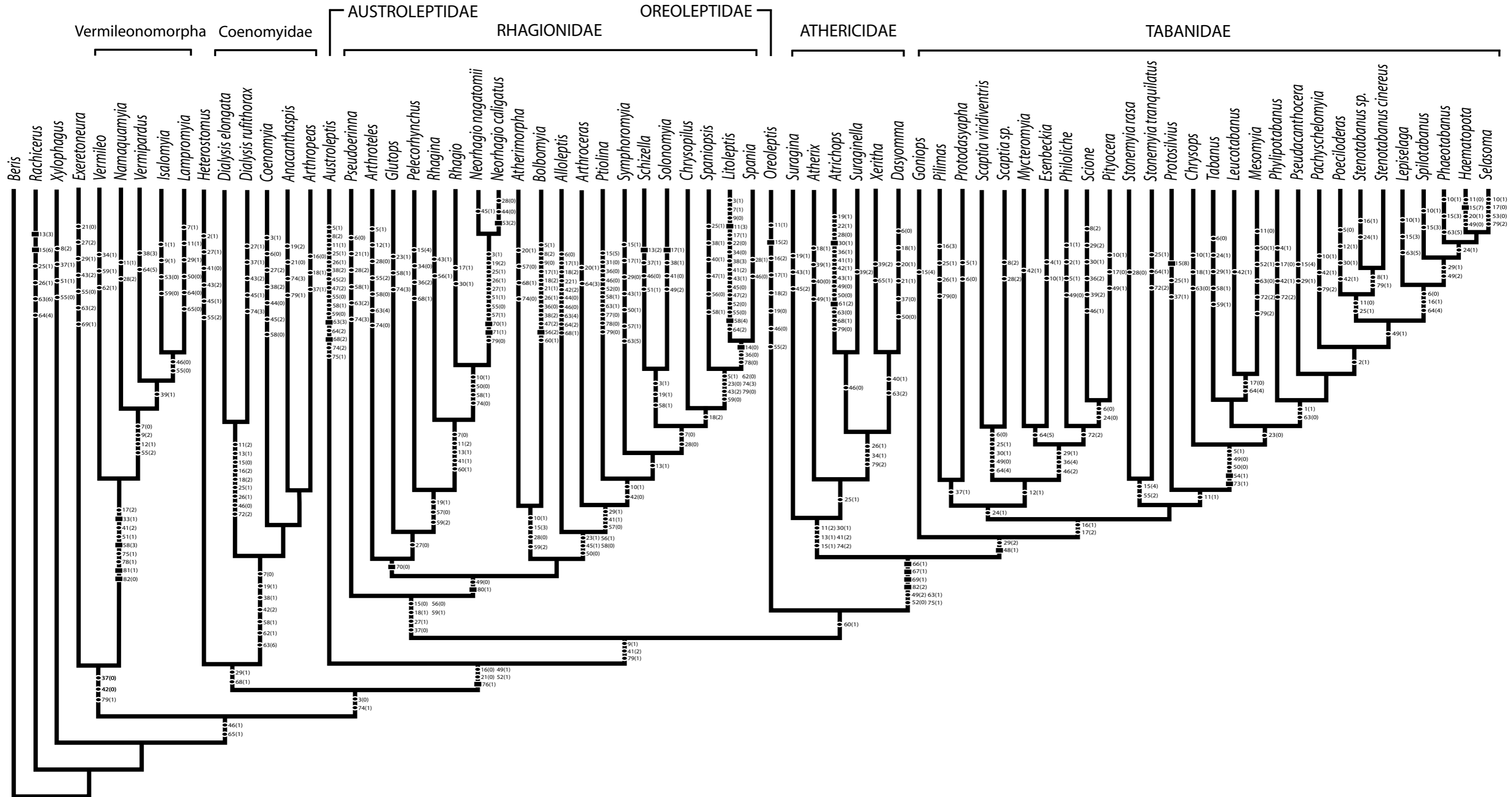


Figura 7. Topologia escolhida como a melhor representação das relações filogenéticas entre os subgrupos de Tabanomorpha para os dados analisados no presente trabalho, gerada a partir da análise da matriz com pesagem implícita e valor de $k=6$. Os caracteres foram plotados segundo o modo de otimização ACCTRAN, a opção padrão do software MacClade, versão 4.0. Os números correspondem aos caracteres e seus estados (entre parênteses). Os caracteres com algum grau de homoplasia foram representados por círculos. Caracteres com origem única representados por retângulos.

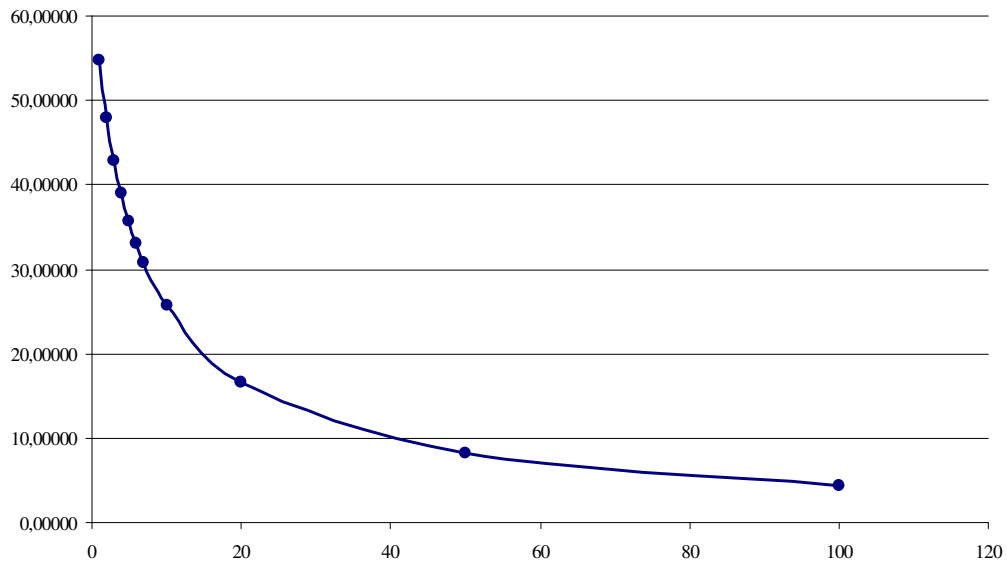


Figura 8. Gráfico mostrando a variação dos valores de ajuste (eixo y) conforme variam os valores de k (eixo x), mostrando uma tendência à redução do ajuste conforme aumenta k (1 a 6, 7, 10, 20, 50 e 100).

| | k=1 | k=2 | k=3 | k=4 | k=5 | k=6 |
|---------------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| No. de árvores | 1 | 1 | 3 | 4 | 4 | 1 |
| Ajuste (<i>fitness</i>) | 54.83429 | 47.90386 | 42.87728 | 38.94550 | 35.75255 | 33.10075 |
| No de passos | 667 | 666 | 662 | 655 | 655 | 654 |

Figura 9. Síntese das análises feitas com pesagem implícita para valores de k variando entre 1 e 6, seus respectivos valores de ajuste e o número de passos para cada topologia.

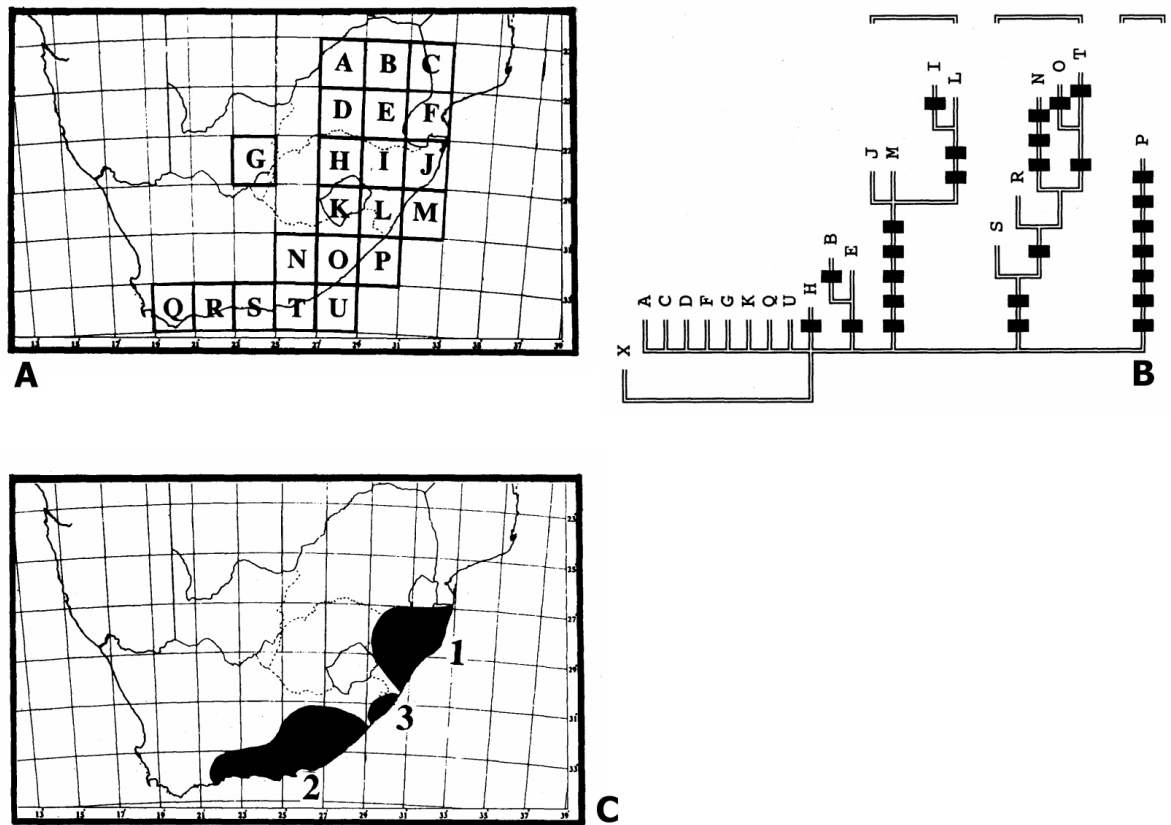


Figura 10. Síntese do PAE. **A.** quadrantes são desenhados sobre a área a ser estudada. **B.** Diagrama ramificado resultante da análise da matriz de presença/ausência construída a partir do mapa. **C.** Possíveis áreas de endemismo resultantes do procedimento (modificado de Morrone, 1994).

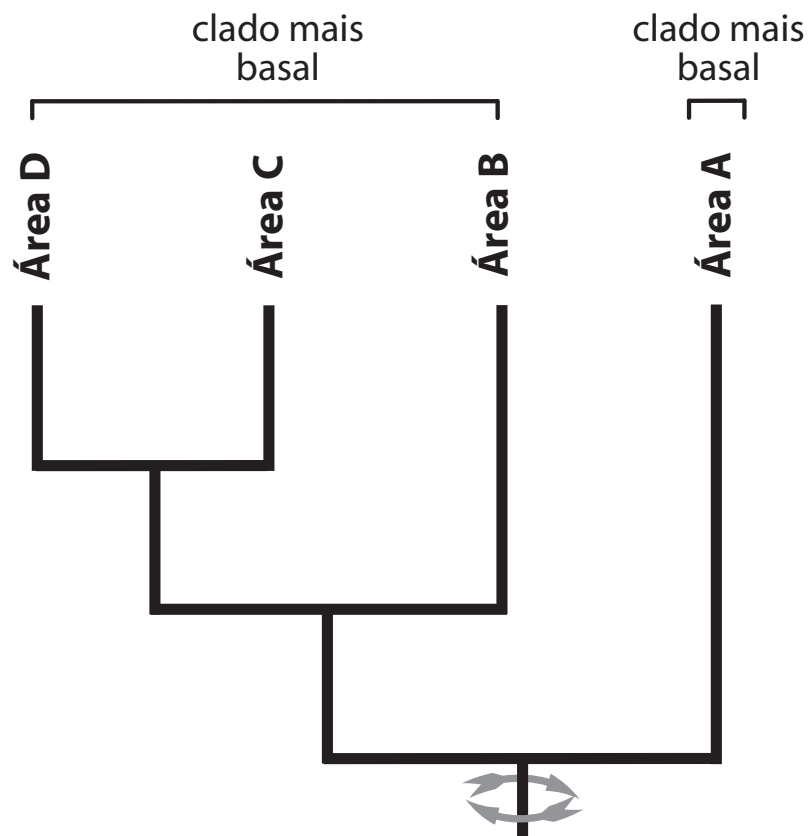


Figura 11. Um cladograma de áreas mostrando que não existe um único clado mais basal (modificado de Santos, 2007a)

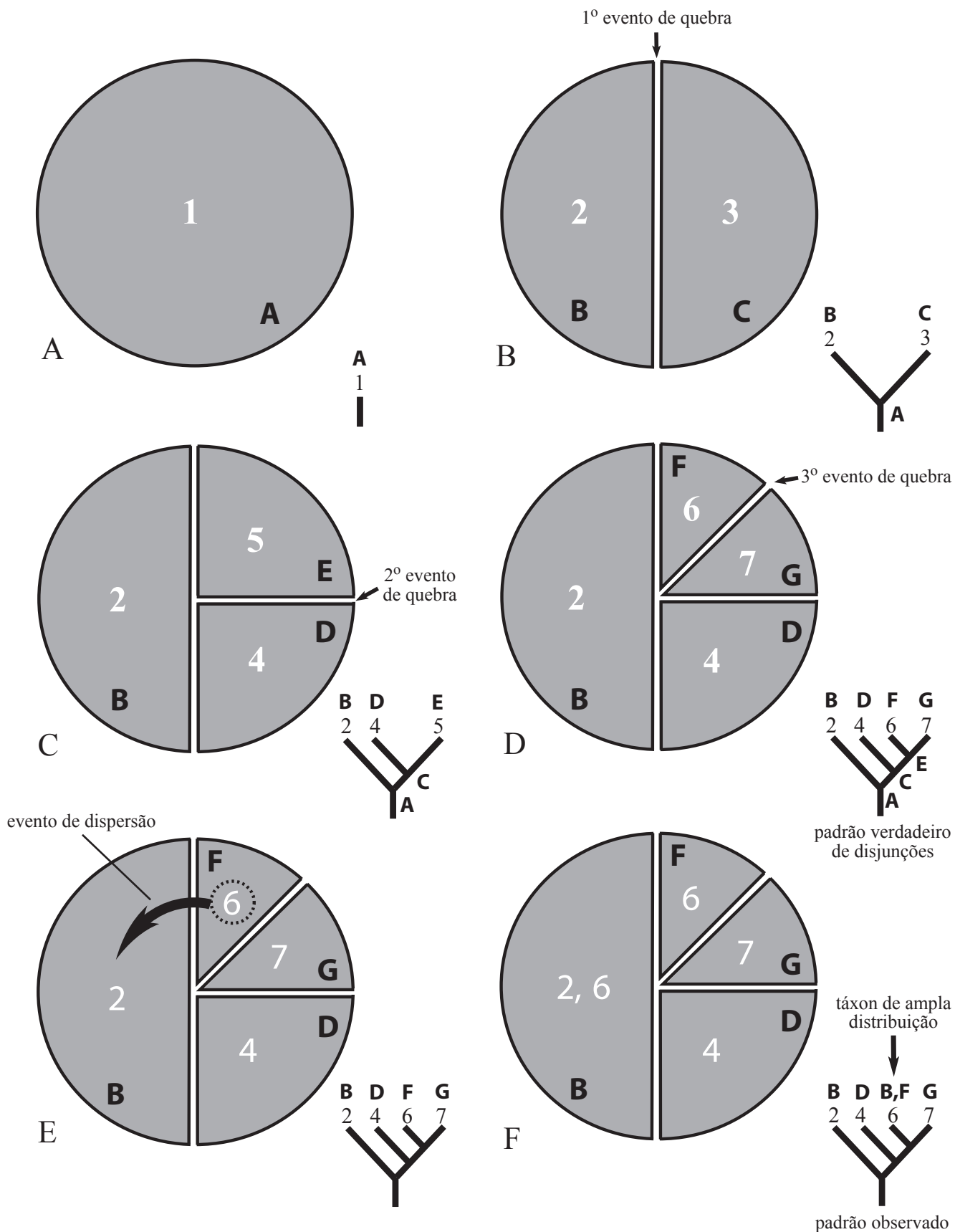


Figura 12. A história de uma área hipotética A. **A.** área ancestral A, espécie ancestral 1; **B.** primeira quebra e primeiro evento cladogenético, com as espécies 2 e 3 distribuídas respectivamente nas áreas B e C; **C.** segunda quebra divide a área C em áreas D (habitada pela espécie 4) e E (espécie 5); **D.** terceira quebra divide a área E em áreas F (espécie 6) e G (espécie 7); **E.** uma população da espécie 6 dispersa da área F para a área B; **F.** o padrão observado mostra um táxon de ampla distribuição (espécie 7) ocorrendo nas áreas B e F.

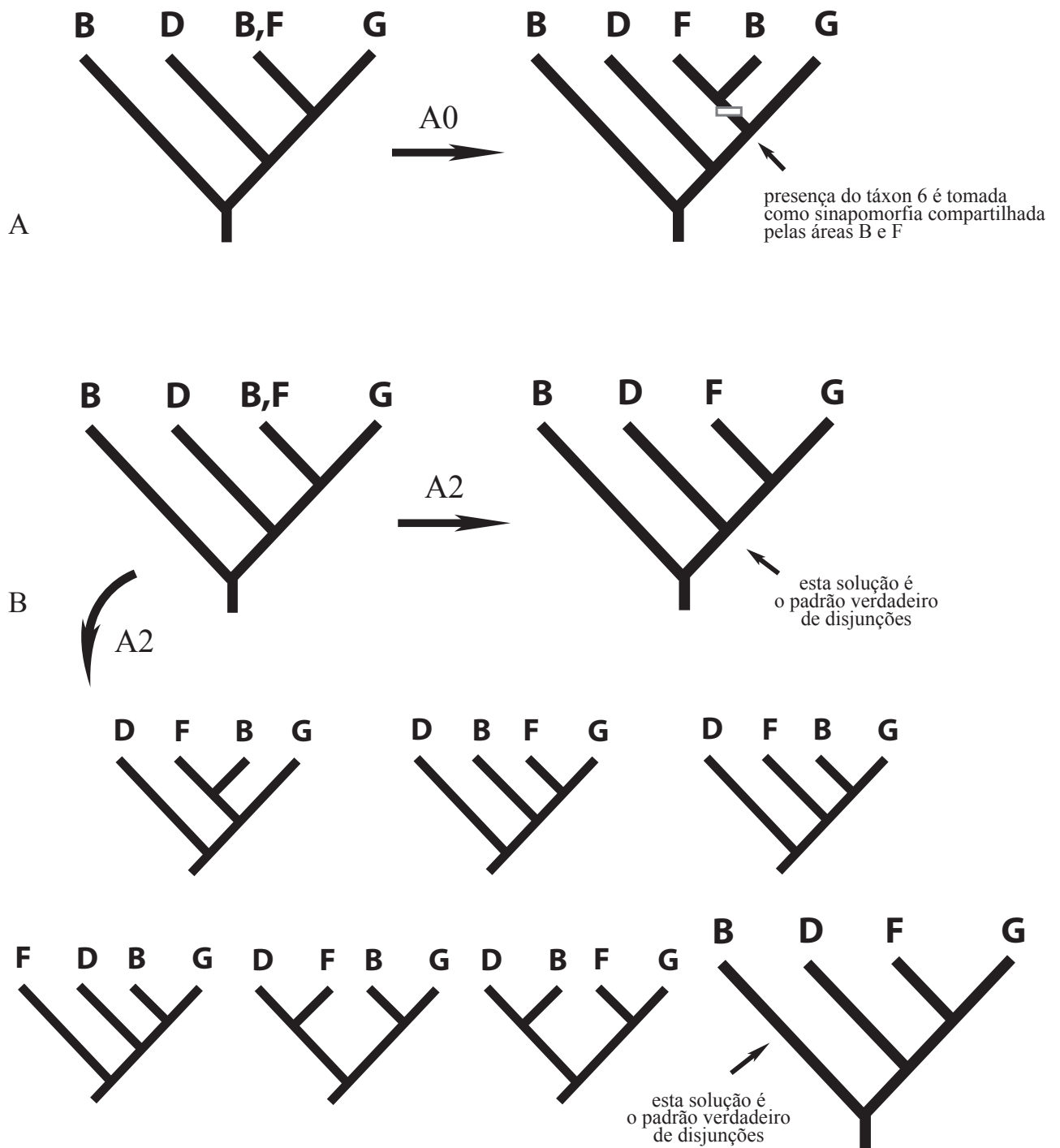


Figura 13. Aplicação dos pressupostos ao padrão observado. **A.** A0 resultando no áreograma $B(D(G(B F))$; **B.** A2, resultando em 8 áreogramas, 2 deles iguais ao padrão real de disjunções ($B(D(F G))$).

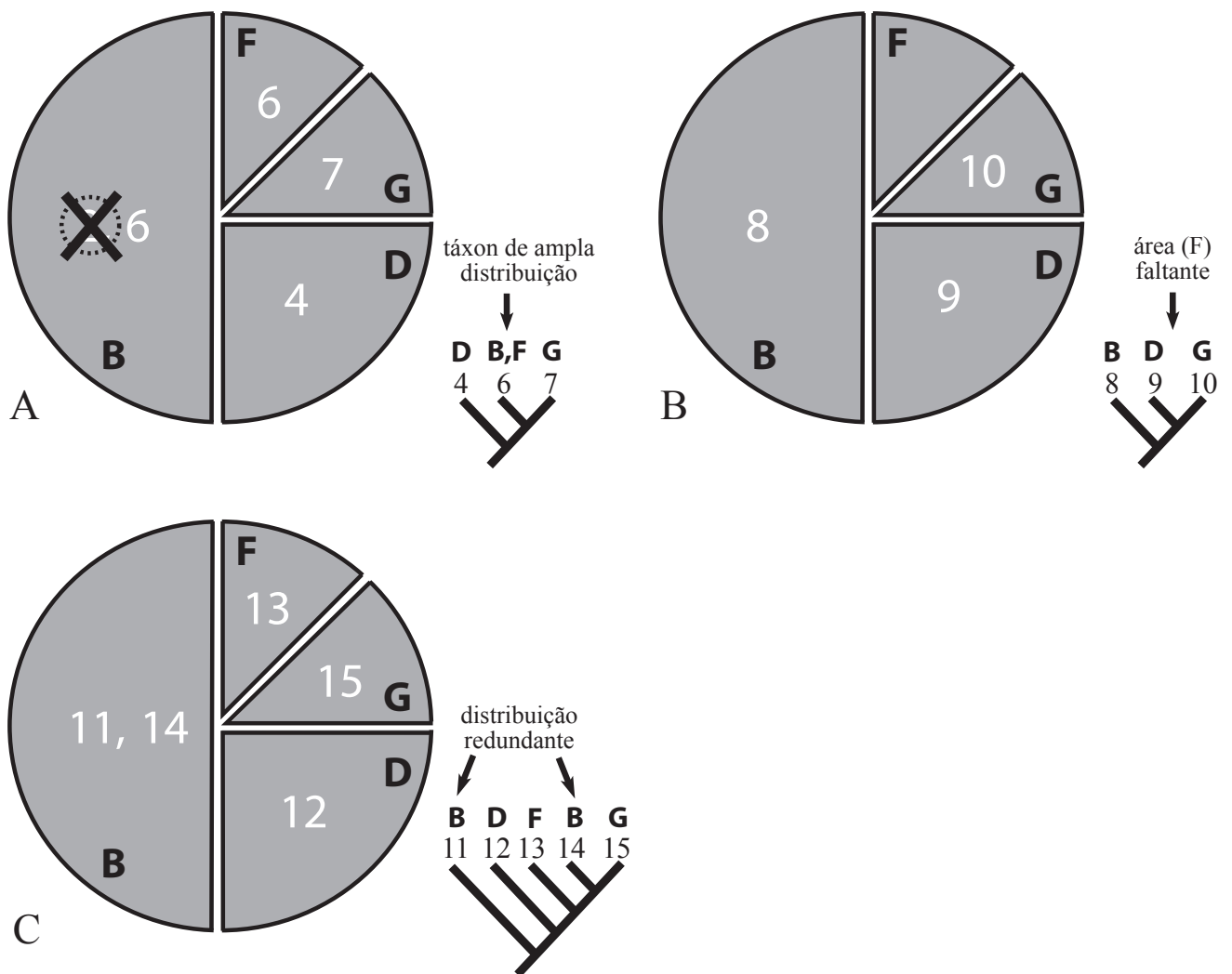


Figura 14. A mesma área hipotética com diferentes problemas biogeográficos. **A.** táxon de ampla distribuição; **B.** área ausente; **C.** paralogia (distribuição redundante).

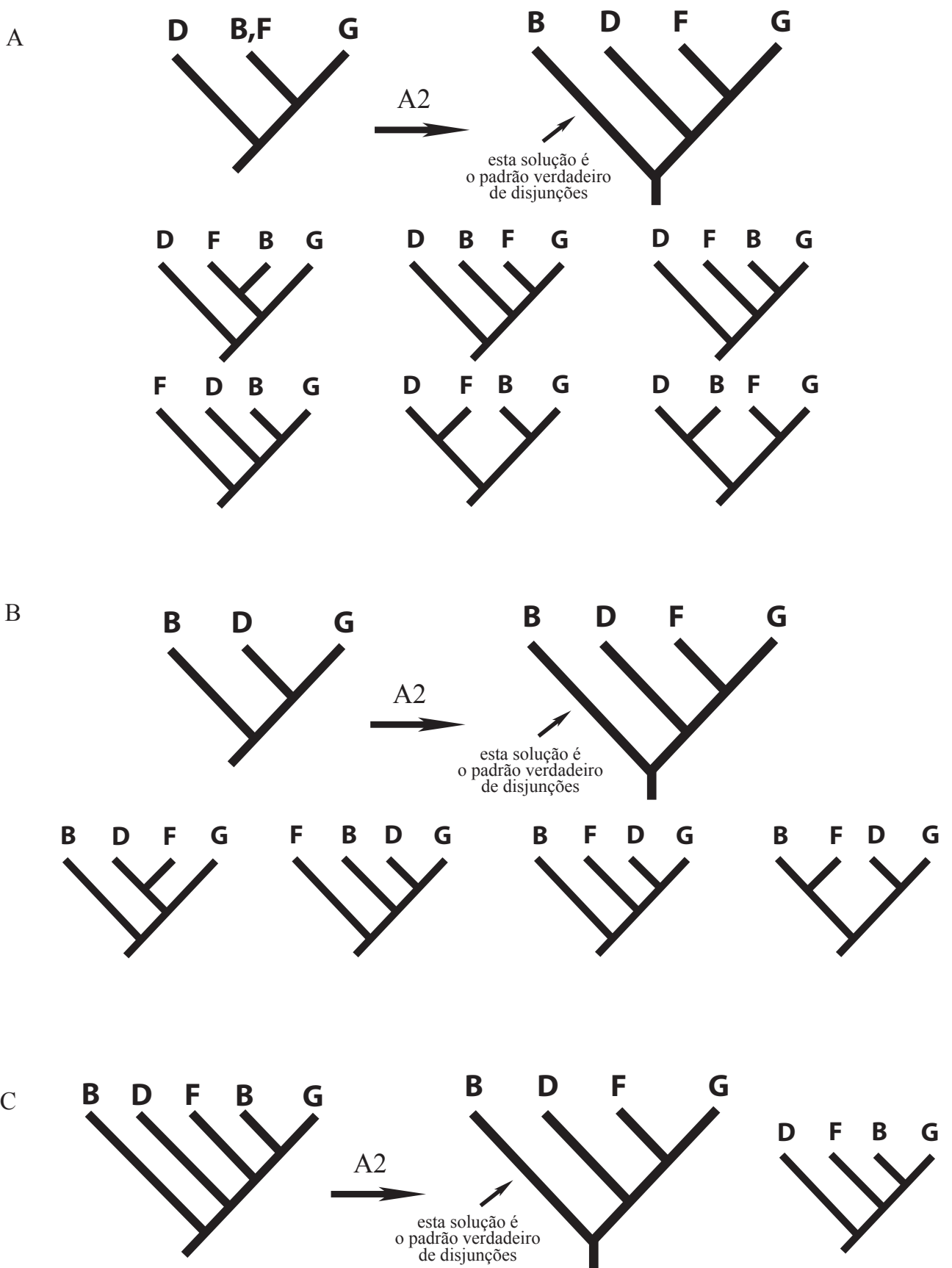


Figura 15. Análise de ambigüidades sob A2 e análise de componentes. **A.** 7 soluções, incluindo o padrão real de disjunções; **B.** 5 soluções, incluindo o padrão real de disjunções; **C.** 2 soluções, incluindo o padrão real de disjunções.

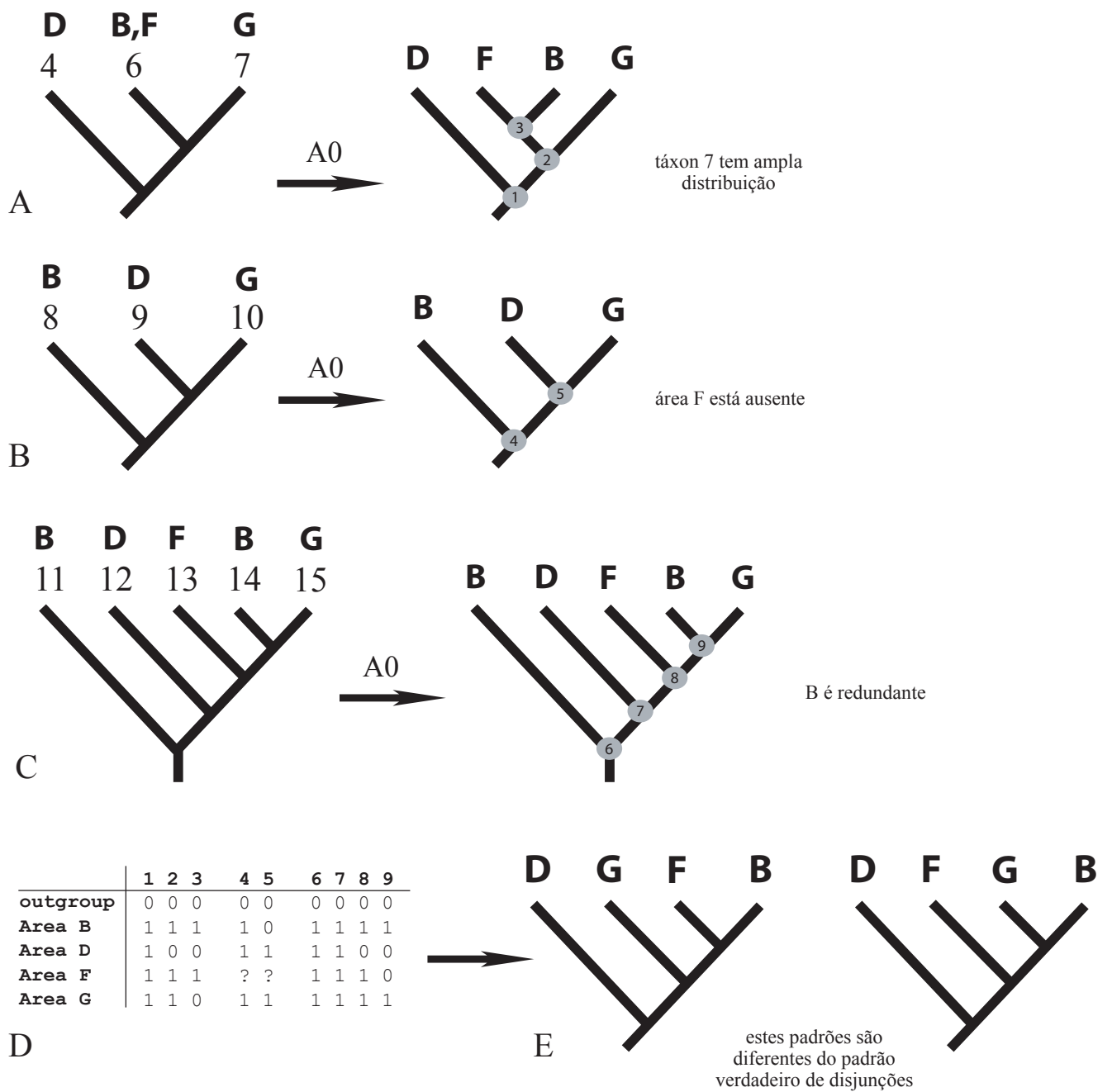


Figura 16. Análise de ambigüidades sob A0 e BPA. **A, B e C.** cada nó do áreagrama corresponde a uma entrada na matriz de dados do BPA; **D.** matriz de área X táxon usada no BPA; **E.** áreagrama resultante da análise da matriz.

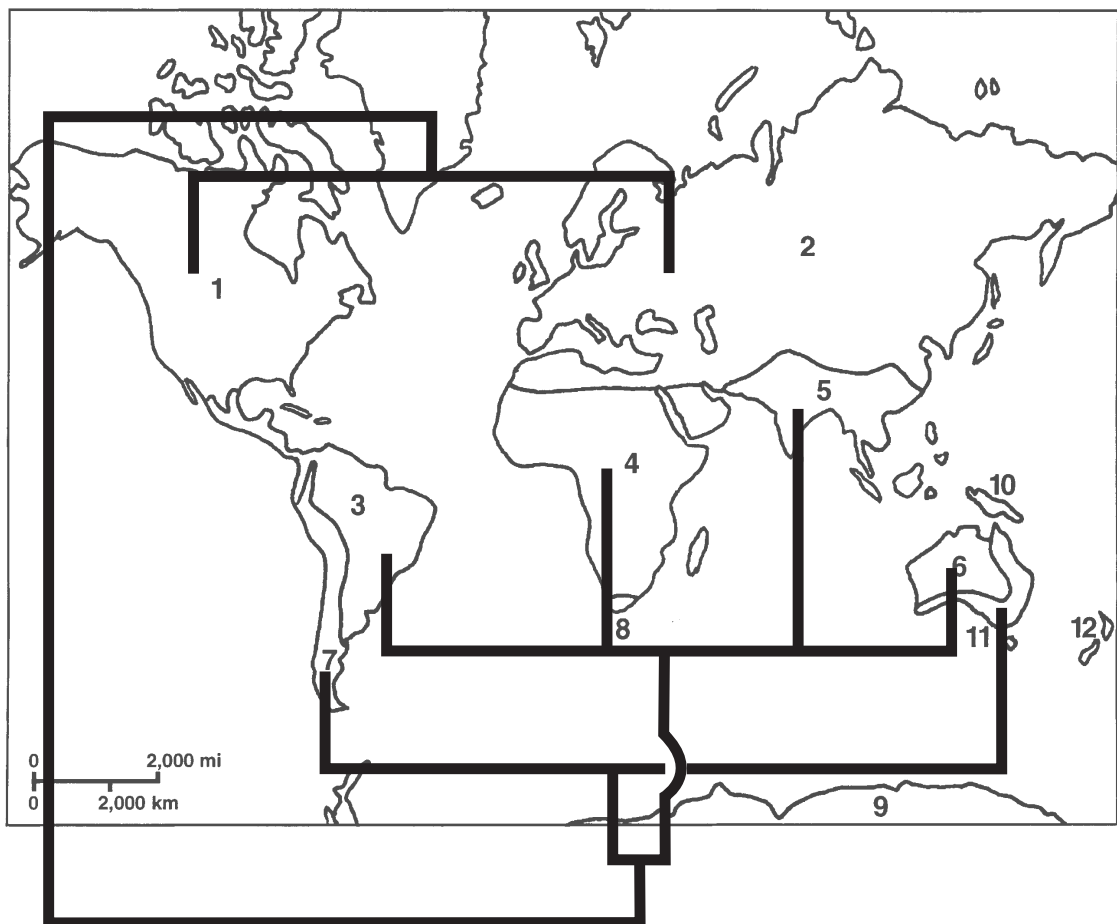


Figura 17. Domínios biogeográficos, regiões do mundo e cladograma de áreas hipotético. 1-2, domínio Holártico (=Laurasia): 1, região Neártica; 2, região Paleártica; 3-6, domínio Holotropical (=Gondwana oriental): 3, região Neotropical; 4, região Afrotropical; 5, região Oriental; 6, região Australotropical. 7-12, domínio Austral (=Gondwana ocidental): 7, região Andina; 8, região Afrotemperada; 9, região Antártica; 10, região Novaguineana; 11, região Australotemperada; 12, região Neozelandesa. Modificado de Morrone (2002b).

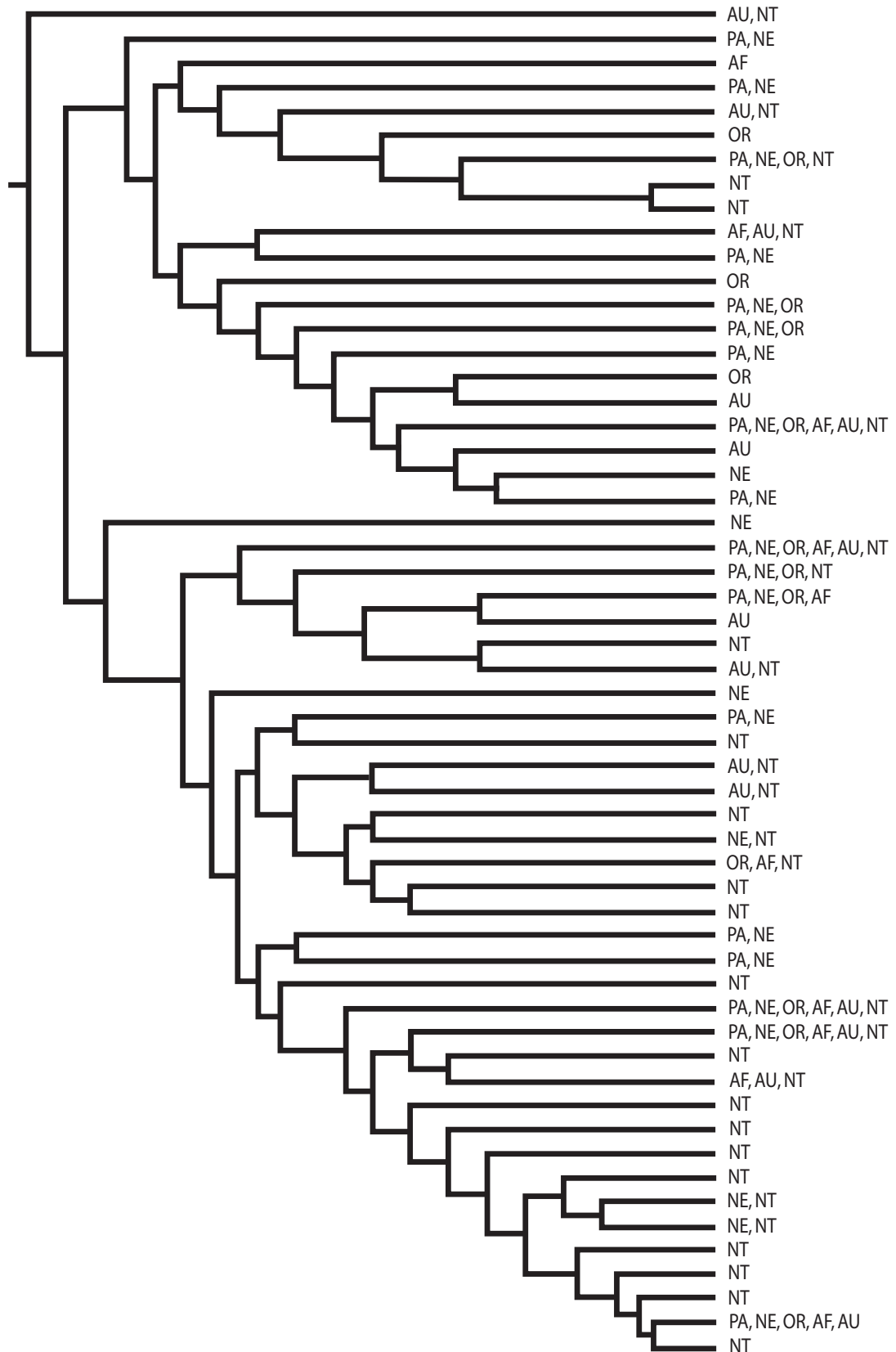


Figura 18. Cladograma de área resultante da substituição dos táxons terminais de Tabanomorpha s.s. pelas áreas em que eles ocorrem. As regiões biogeográficas são as tradicionais de Wallace (1876): PA, Paleártica; NE, Neártica; OR, Oriental; AF, Afrotropical; AU, Australiana; e NT, Neotropical.

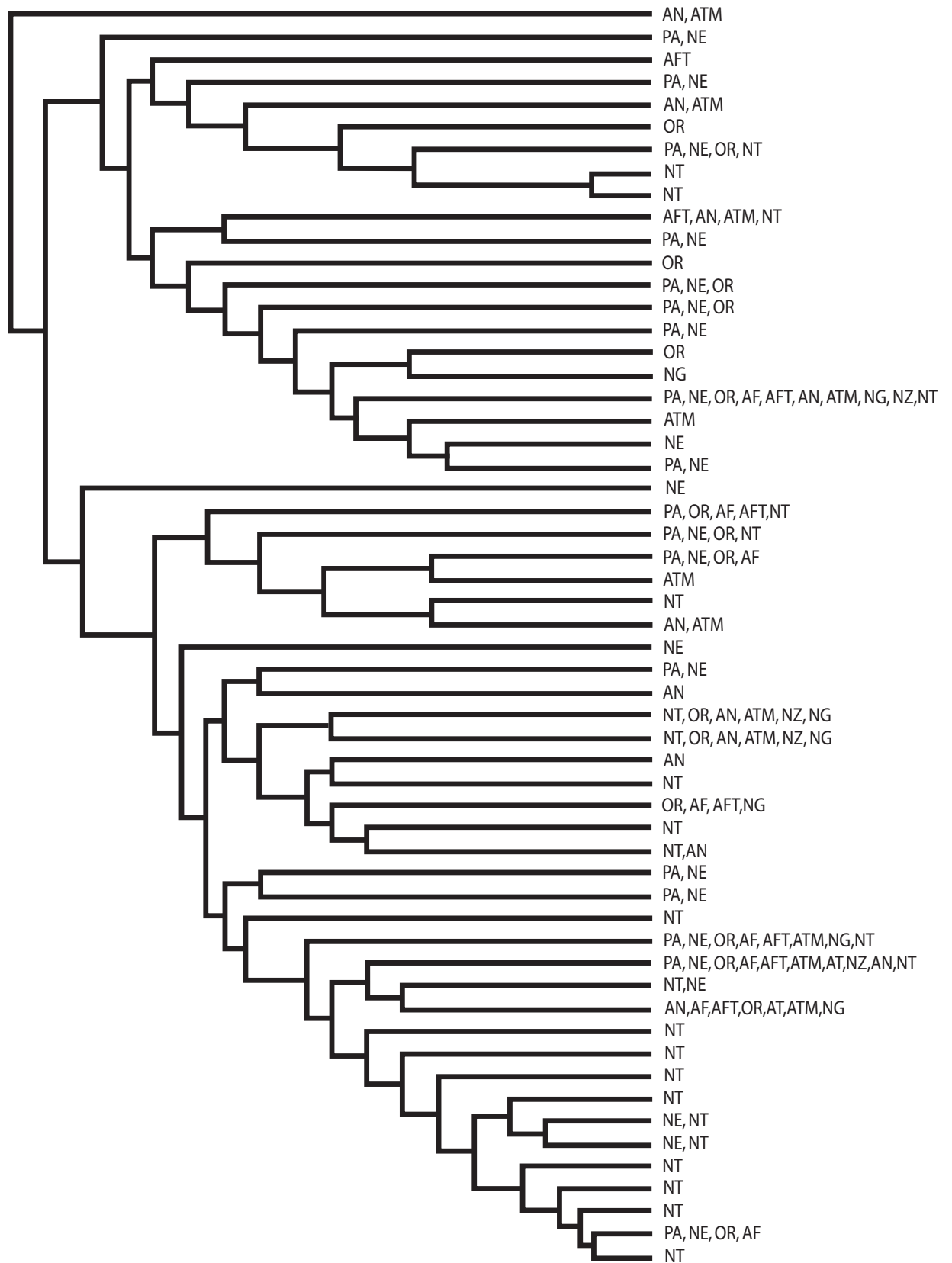


Figura 19. Cladograma de área resultante da substituição dos táxons terminais de Tabanomorpha s.s. pelas áreas em que eles ocorrem. As regiões biogeográficas baseiam-se em Morrone (2002b): PA, Paleártica; NE, Neártica; OR, Oriental; AF, Afrotropical; AFT, Afrotropical; AT, Australotropical; ATM, Australotropical; NZ, Neozelandesa; NG, Nova Guineana; NT, Neotropical; e AN, Andina.

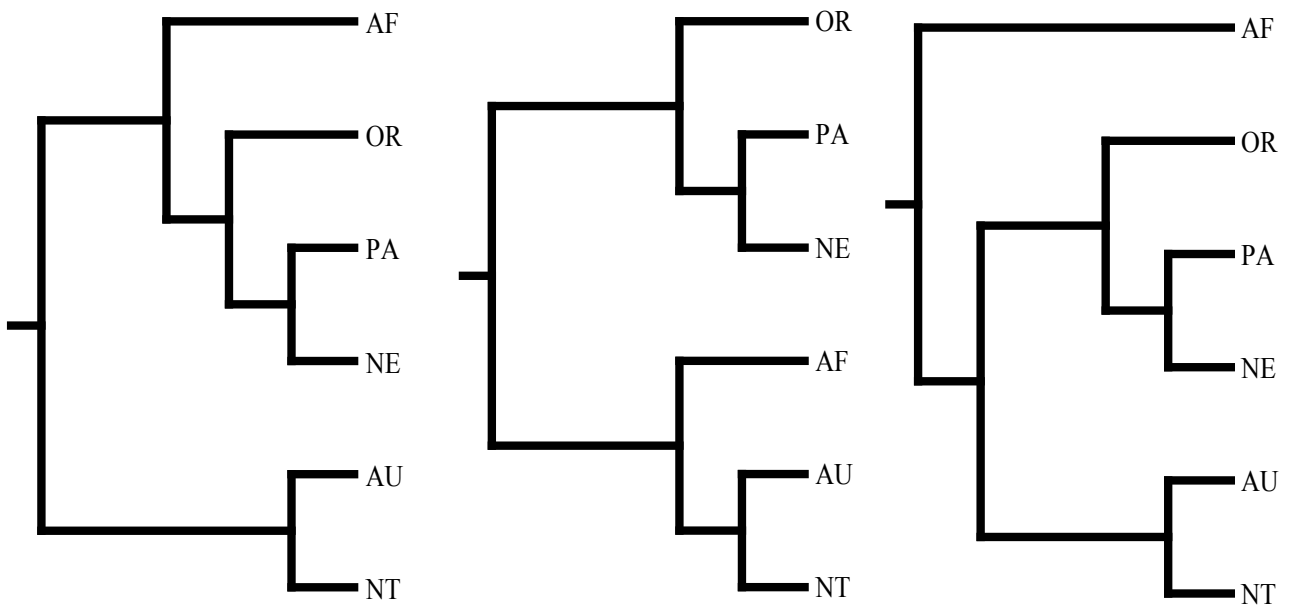


Figura 21. Árvores igualmente mais parcimoniosas resultantes do BPA baseado na distribuição dos *Tabanomorpha s.s.* sobre as regiões tradicionais de Wallace (1876).

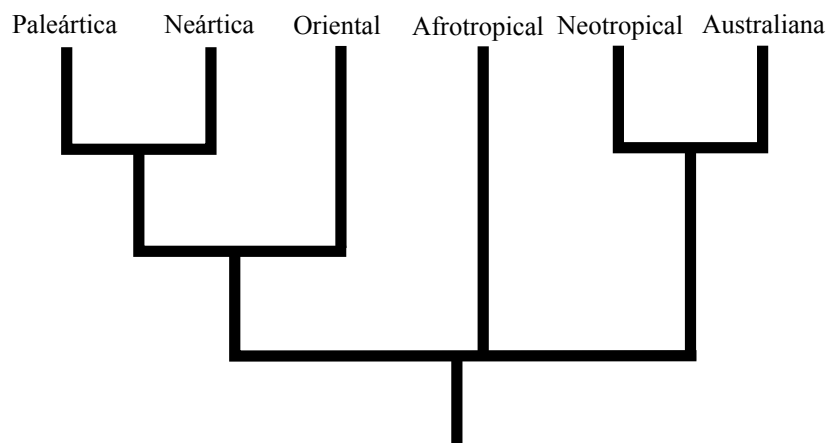


Figura 22. Consenso de maioria (igual ao estrito) das árvores resultantes do BPA baseado na distribuição dos *Tabanomorpha s.s.* sobre as regiões tradicionais de Wallace (1876).

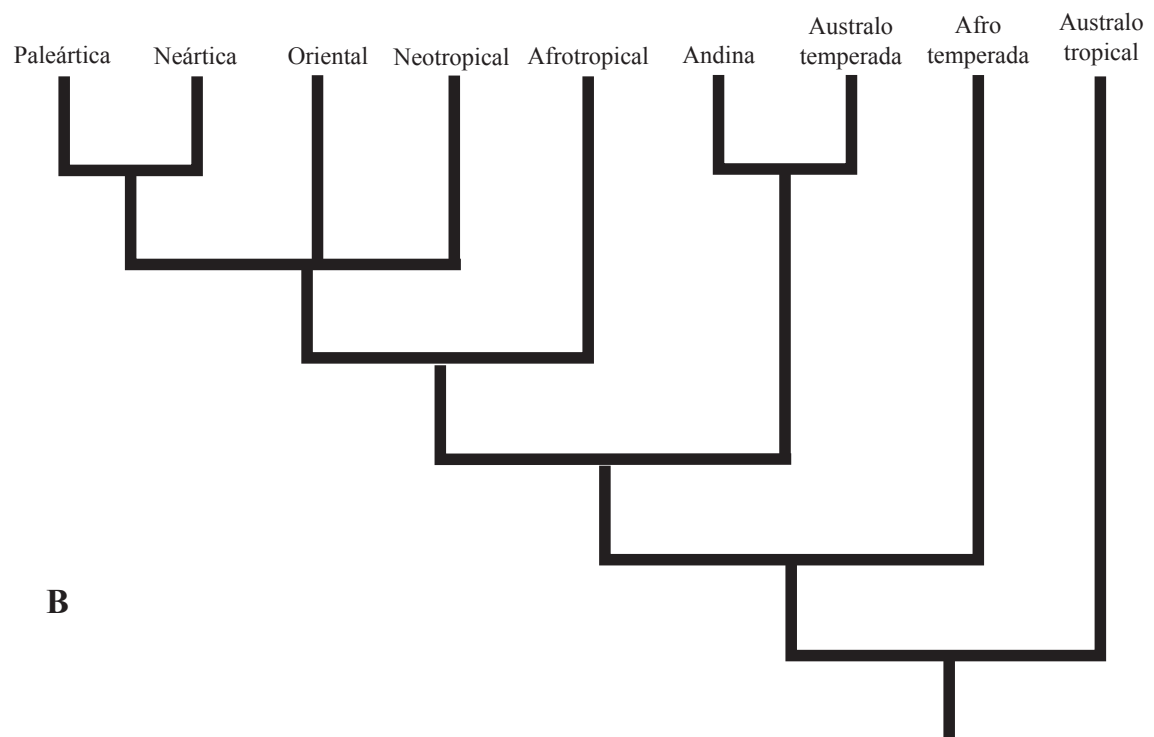
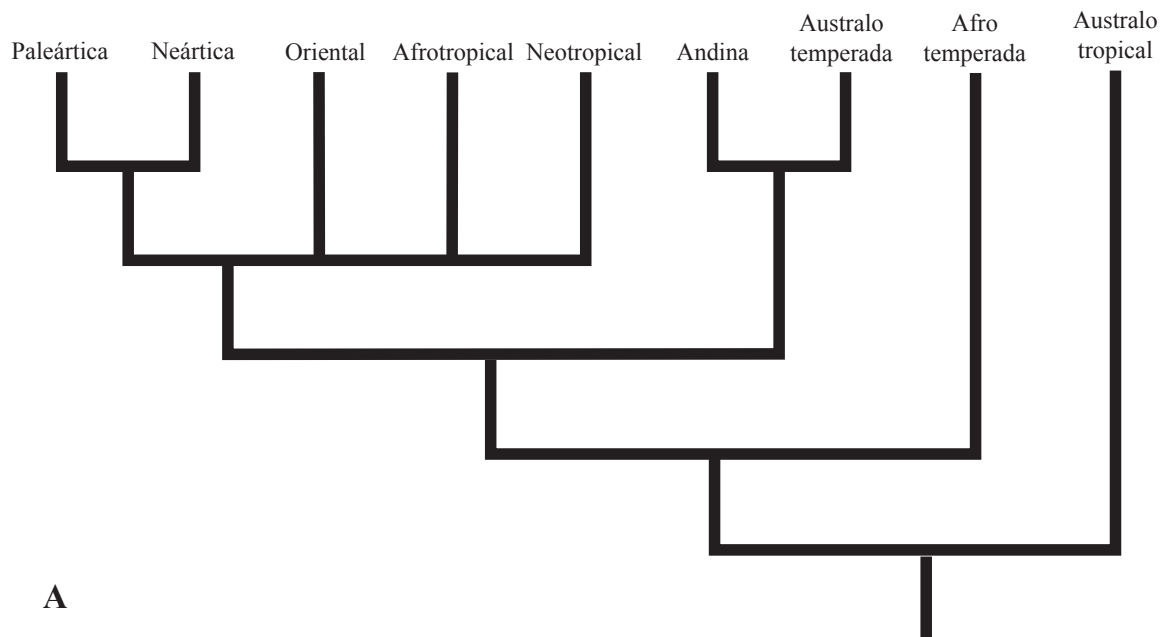


Figura 23. Resultados do BPA. **A.** Consenso estrito das árvores resultantes do BPA baseado na distribuição dos *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b). **B.** Consenso de maioria.

| | |
|-------------------------|---|
| "Tabanomorpha"; | 46 = Mycteromyia |
| | 47 = Lepiselaga |
| Taxons | 48 = Mesomyia |
| 0 = Alloseptis | 49 = Phylipotabanus |
| 1 = Arthroceras | 50 = Esenbeckia |
| 2 = Arthroteles | 51 = Phaeotabanus |
| 3 = Atherimorpha | 52 = Pseudoacanthocera |
| 4 = Bolbomyia | 53 = Spilotabanus |
| 5 = Chrysopilus | 54 = Pachyschelomyia |
| 6 = Glutops | 55 = Selasoma |
| 8 = Neorhagio caligatus | ; |
| 9 = Pelecorhynchus | |
| 10 = Pseudoerinna | Aires |
| 11 = Rhagina | AN ATM : 26 9 25 |
| 12 = Rhagio | PA NE : 10 6 4 15 18 33 37 |
| 13 = Schizella | AFT : 2 |
| 14 = Solonomyia | OR : 11 0 13 |
| 15 = Symphoromyia | PA NE OR NT : 12 20 |
| 16 = Litoleptis | NT : 8 24 50 30 36 49 52 54 34 47 53 51 55 |
| 17 = Ptiolina | AFT AN ATM NT : 3 |
| 18 = Spania | PA NE OR : 1 17 |
| 19 = Spaniopsis | ATM : 14 19 23 |
| 20 = Atherix | PA NE OR AF AFT AN ATM NT : 5 |
| 21 = Suragina | NE : 16 27 39 |
| 22 = Atrichops | PA OR AF AFT NT : 21 |
| 23 = Suraginella | PA NE OR AF : 22 40 |
| 24 = Xeritha | NT OR AN ATM : 32 |
| 25 = Dasyomma | AN : 35 46 |
| 26 = Austroleptis | OR AF AFT ATM : 41 |
| 27 = Oreoleptis | NT AN : 44 |
| 28 = Stenotabanus sp | PA NE OR AF AFT ATM : 43 |
| 30 = Scione fulva | PA NE OR AF AFT ATM AT AN NT : 42 |
| 32 = Scaptia sp | NT NE : 45 28 |
| 33 = Pilimas | AN AF AFT OR AT ATM : 48 |
| 34 = Poeciloderas | ; |
| 35 = Protodasyapha | |
| 36 = Protosilvius | Descriptions |
| 37 = Stonemyia rosa | |
| 39 = Goniops | [1] (26 (((10 (((0 (1 (17 (15 ((5 (19 (16 18))) (13 |
| 40 = Haematopota | 14)))))) (3 4)) (2 (6 (9 (11 (12 8)))))) (27 ((21 |
| 41 = Philoliche | (20 ((22 23) (24 25))) (39 (((36 (43 ((49 (52 (54 |
| 42 = Tabanus | ((34 28) (47 (53 (51 (40 55)))))) (42 (45 48)))) |
| 43 = Chrysops | 37) (((41 (30 44)) (46 50)) 32) (33 35)))))) |
| 44 = Pityocera | ; |
| 45 = Leucotabanus | |

Figura 24. Exemplo de arquivo de entrada (exemplo.txt) do pacote Nelson05 (Cao & Ducasse, 2005), para obtenção de sub-árvores livres de paralogia e análise de compatibilidade.

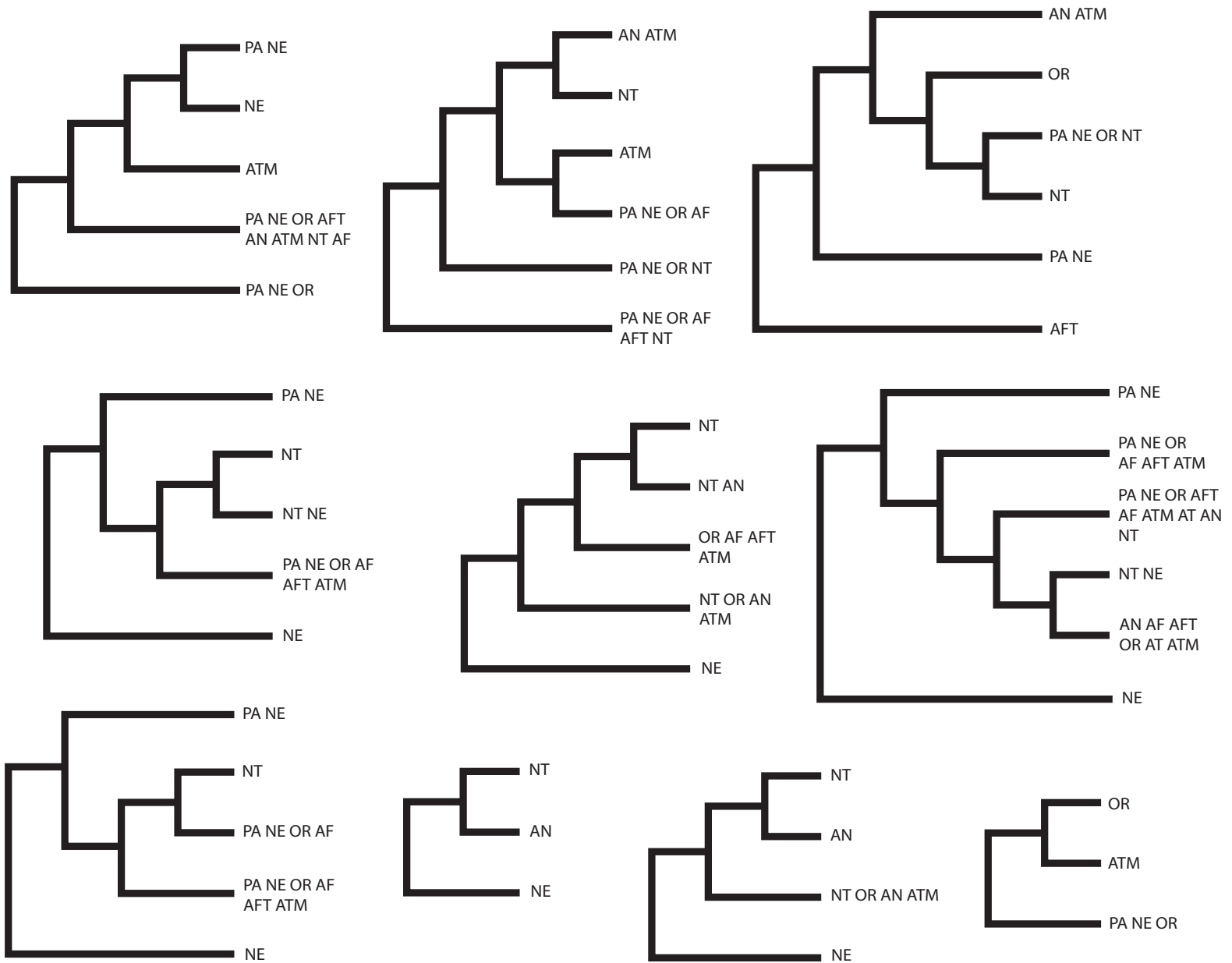


Figura 25. Sub-árvores obtidas com o Nelson 05 (Cao & Ducasse, 2005) a partir da filogenia de Tabanomorpha sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b).

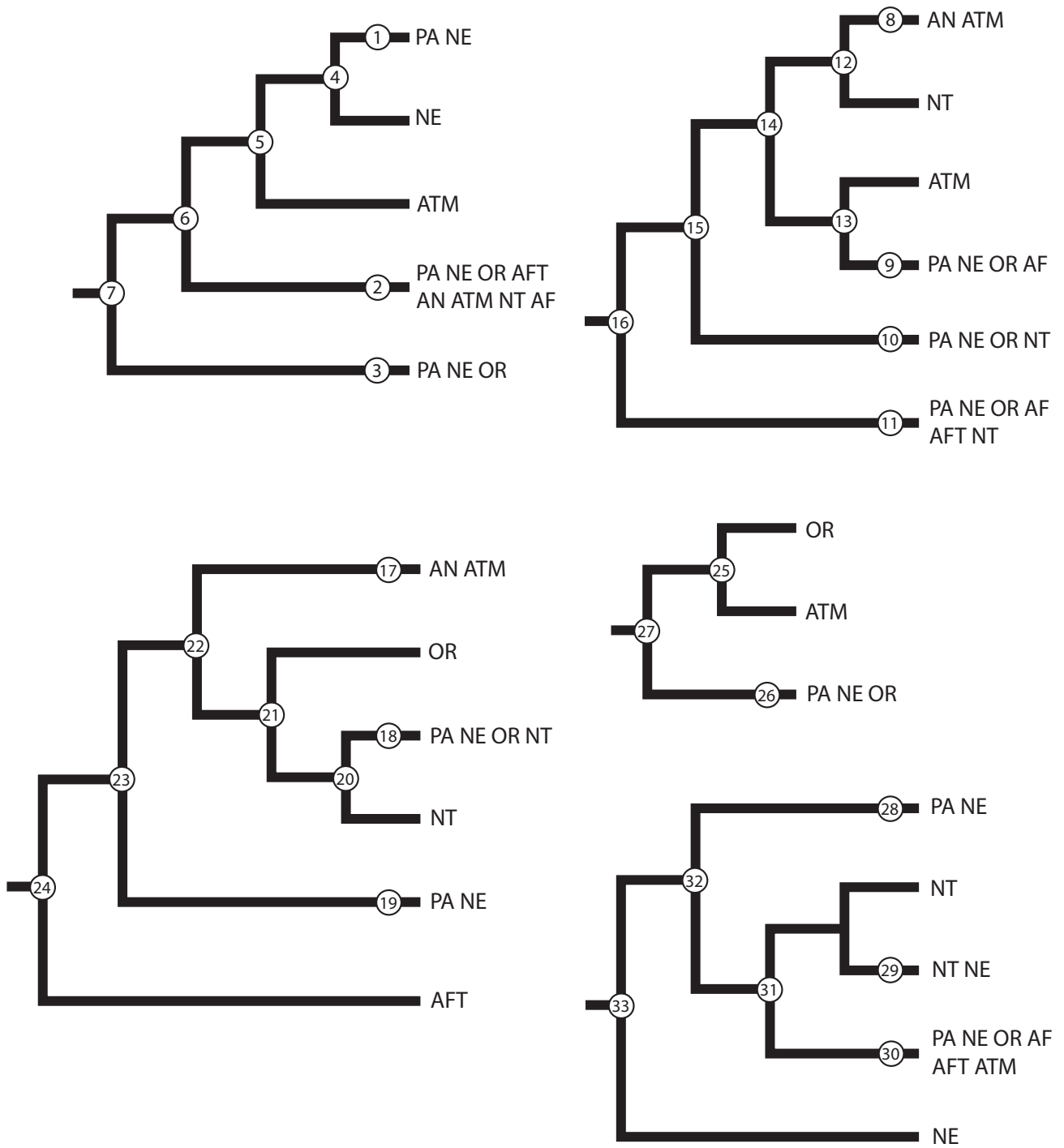


Figura 26. Sub-árvores obtidas com o Nelson 05 (Cao & Ducasse, 2005) a partir da filogenia de Tabanomorpha sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b), mostrando os nós utilizados na construção da matriz para BPA.

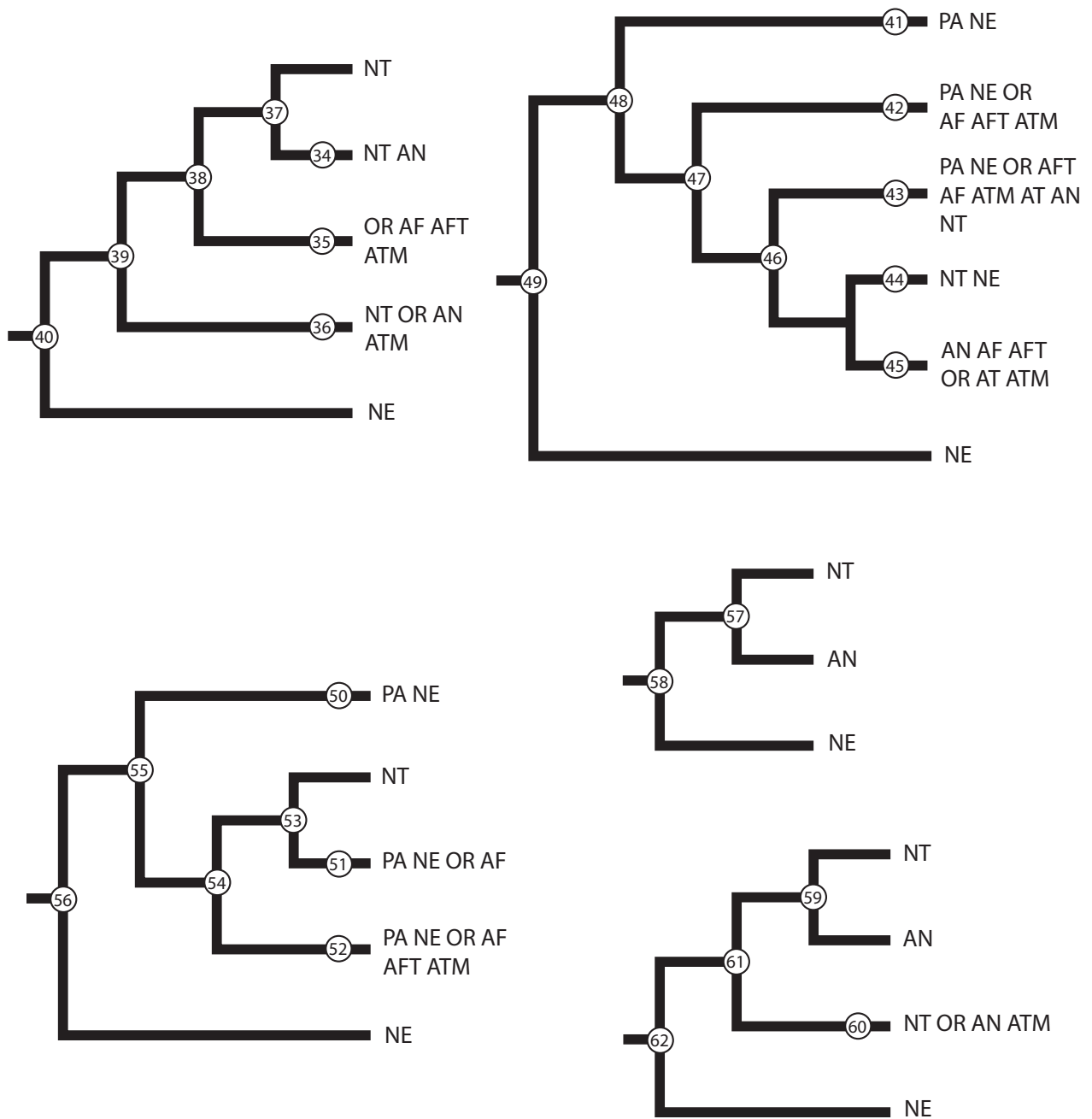


Figura 27. Sub-árvores obtidas com o Nelson 05 (Cao & Ducasse, 2005) a partir da filogenia de Tabanomorpha sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b), mostrando os nós utilizados na construção da matriz para BPA.

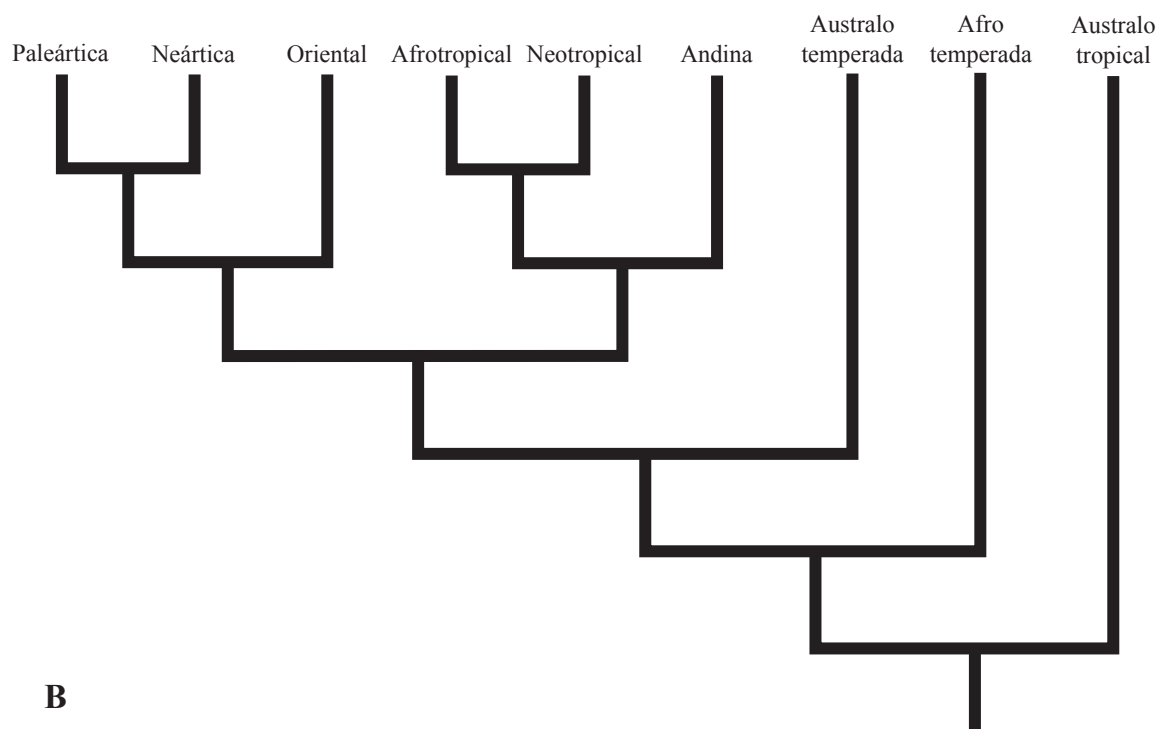
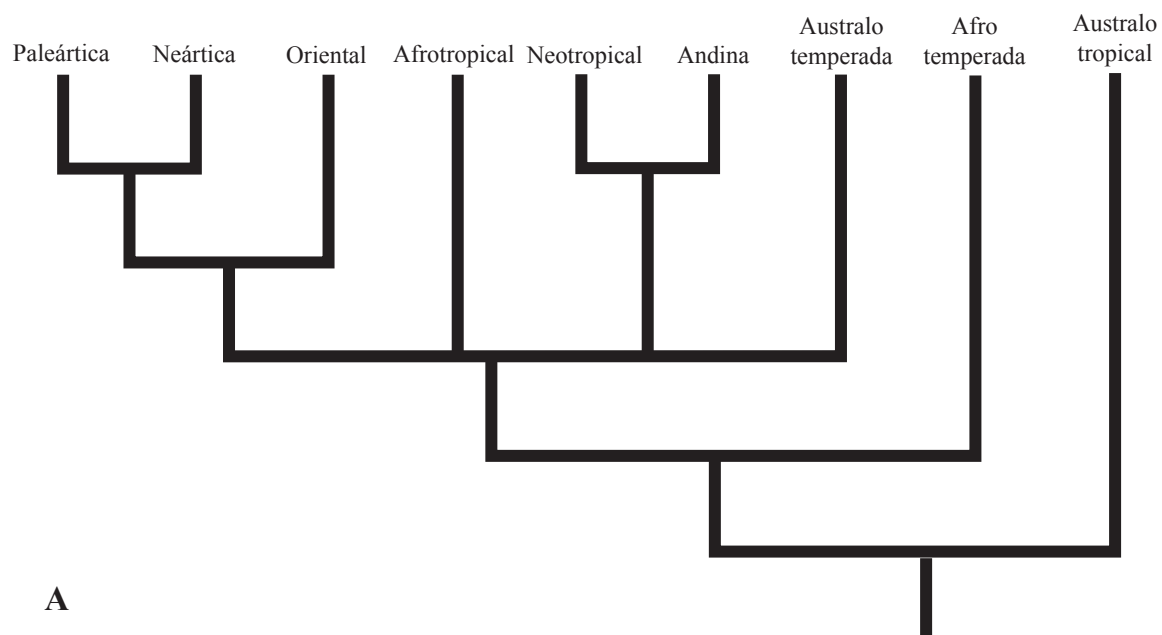


Figura 28. Resultados do BPA. **A.** Consenso estrito das árvores resultantes do BPA baseado nas sub-árvores resultantes do Nelson05 (Cao & Ducasse, 2005). **B.** Consenso de maioria.


```

C
C Exemplo de arquivo de entrada do COMPONENT 1.5 (Page, 1988)
C
C 19 é quantidade de táxons; 6, a quantidade de áreas; 1, o número de árvores
C Os nomes das áreas vão em seguida
C Para cada táxon, são plotadas as distribuições. O primeiro número refere-se à quantidade de áreas em que
o táxon está distribuído, os outros números correspondem-se às áreas em que ele se encontra (o número 1,
e.g. é região Paleártica, o 2, a Neártica, e assim sucessivamente)
C As árvores devem ser entradas em linguagem parentética, com cada ramo separado por vírgulas
C Tudo o que vem à frente da letra C é comentário e não tem influência no arquivo de entrada
C
  19 6 1
PALEARTICA
NEARTICA
ORIENTAL
AFROTROPICAL
AUSTRALIANA
NEOTROPICAL
atherimorpha 3 4 5 6
arthroteles 1 4
solonomyia 1 5
spaniopsis 1 5
pelecorhynchus 2 5 6
litoleptis 1 2
neorhagionaga 1 6
alloseptis 1 3
rhagina 1 3
schizella 1 3
bolbomyia 2 1 2
glutops 2 1 2
pseudoerinna 2 1 2
symphoromyia 2 1 2
spania 2 1 2
arthroceras 3 1 2 3
ptiolina 3 1 2 3
chrysopilus 6 1 2 3 4 5 6
rhagio 4 1 2 3 6
(pseudoerinna,(((alloseptis,(arthroceras,(ptiolina,(symphoromyia,((chrysopilus,(spaniopsis,(litoleptis,spania)
)),schizella,solonomyia)))))),(atherimorpha,bolbomyia),(arthroteles,(glutops,(pelecorhynchus,(rhagina,(rh
agio,neorhagionaga))))));

```

Figura 29. Exemplo de arquivo de entrada (exemplo.dta) do software COMPONENT 1.5 (Page, 1989), para análise de componentes.

(AF,(((NT,AU),OR),(PA,NE)))
 (AF,((AU,OR),(NT,PA),NE)))
 (AF,((AU,OR),(PA,(NT,NE))))
 (AF,((AU,(NT,OR)),(PA,NE)))
 (AF,((NT,(AU,OR)),(PA,NE)))
 (AF,((NT,AU),((OR,PA),NE)))
 (AF,((NT,AU),(PA,(OR,NE))))
 (AF,((NT,OR),(AU,(PA,NE))))
 (AF,(OR,((NT,AU),(PA,NE))))
 (AF,(OR,(AU,(PA,(NT,NE)))))
 (AF,(OR,(AU,((NT,PA),NE))))
 (AF,((NT,AU),(OR,(PA,NE))))
 (AF,((AU,OR),(NT,(PA,NE))))
 (AF,(OR,(NT,(AU,(PA,NE)))))
 (AF,(AU,((OR,(NT,PA)),NE)))
 (AF,(AU,((OR,PA),(NT,NE))))
 (AF,(AU,(((NT,OR),PA),NE)))
 (AF,(AU,((NT,OR),(PA,NE))))
 (AF,(AU,((NT,PA),(OR,NE))))
 (AF,(AU,(PA,(OR,(NT,NE)))))
 (AF,(AU,(OR,((NT,PA),NE))))
 (AF,(AU,(PA,(NT,(OR,NE)))))
 (AF,(AU,(PA,((NT,OR),NE))))
 (AF,(AU,((NT,(OR,PA)),NE)))
 (AF,(AU,(OR,(NT,(PA,NE)))))
 (AF,(AU,(NT,(PA,(OR,NE)))))
 (AF,(AU,(NT,((OR,PA),NE))))
 (AF,(NT,((AU,OR),(PA,NE))))
 (AF,(NT,(AU,((OR,PA),NE))))
 (AF,(NT,(AU,(PA,(OR,NE)))))
 (AF,(NT,(OR,(AU,(PA,NE)))))
 (AF,(AU,(NT,(OR,(PA,NE)))))
 (AF,(AU,(OR,(PA,(NT,NE)))))
 (AF,(OR,(AU,(NT,(PA,NE)))))
 (AF,(NT,(AU,(OR,(PA,NE)))))

Figura 30. Análise de componentes, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre as regiões tradicionais de Wallace (1876), mostrando as 35 árvores resultantes da análise com A1.

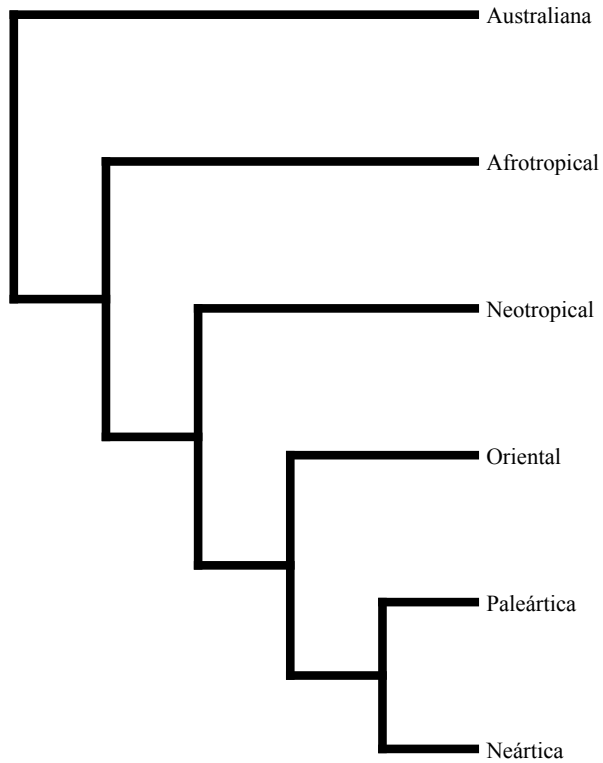


Figura 31. Análise de componentes sob A0, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre as regiões tradicionais de Wallace (1876), resultando em uma única árvore.

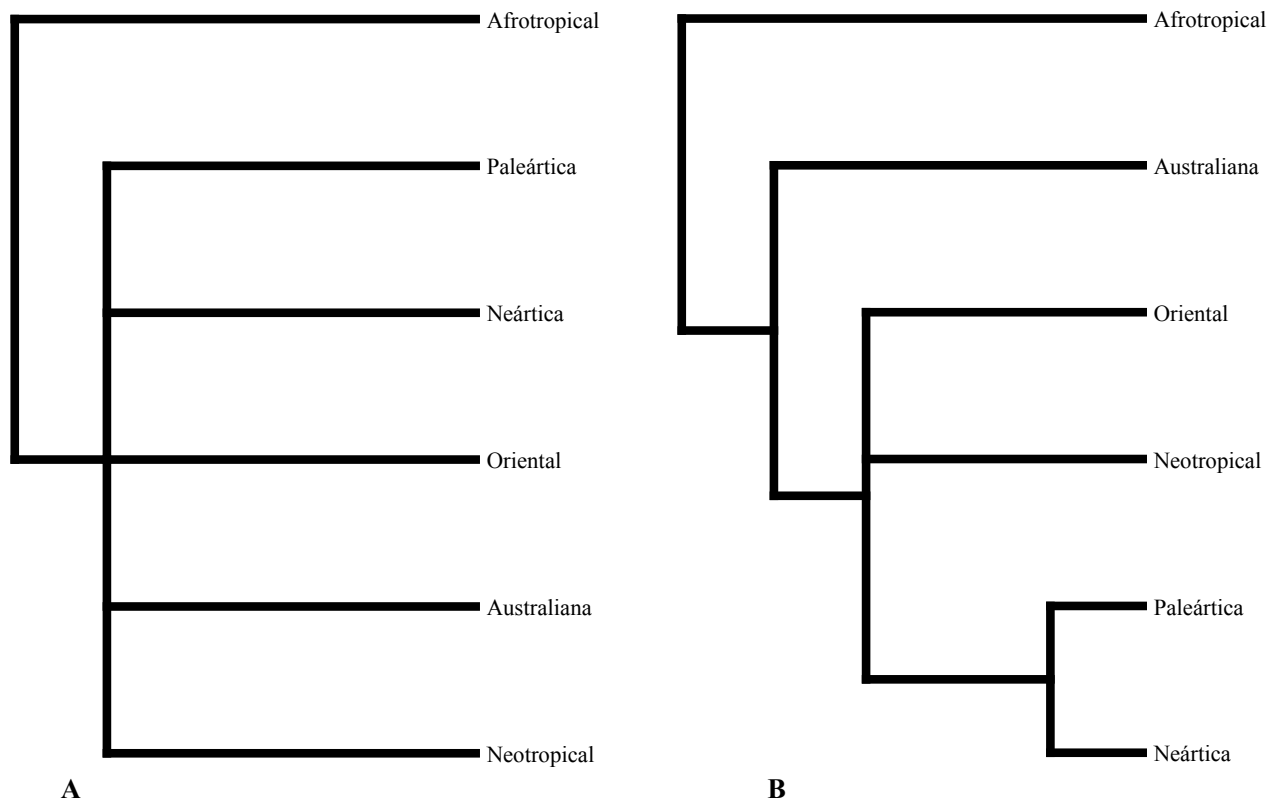


Figura 32. Análise de componentes sob A1, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre as regiões tradicionais de Wallace (1876). **A.** Consenso estrito (igual ao de maioria) das 35 árvores resultantes. **B.** Consenso de Nelson.

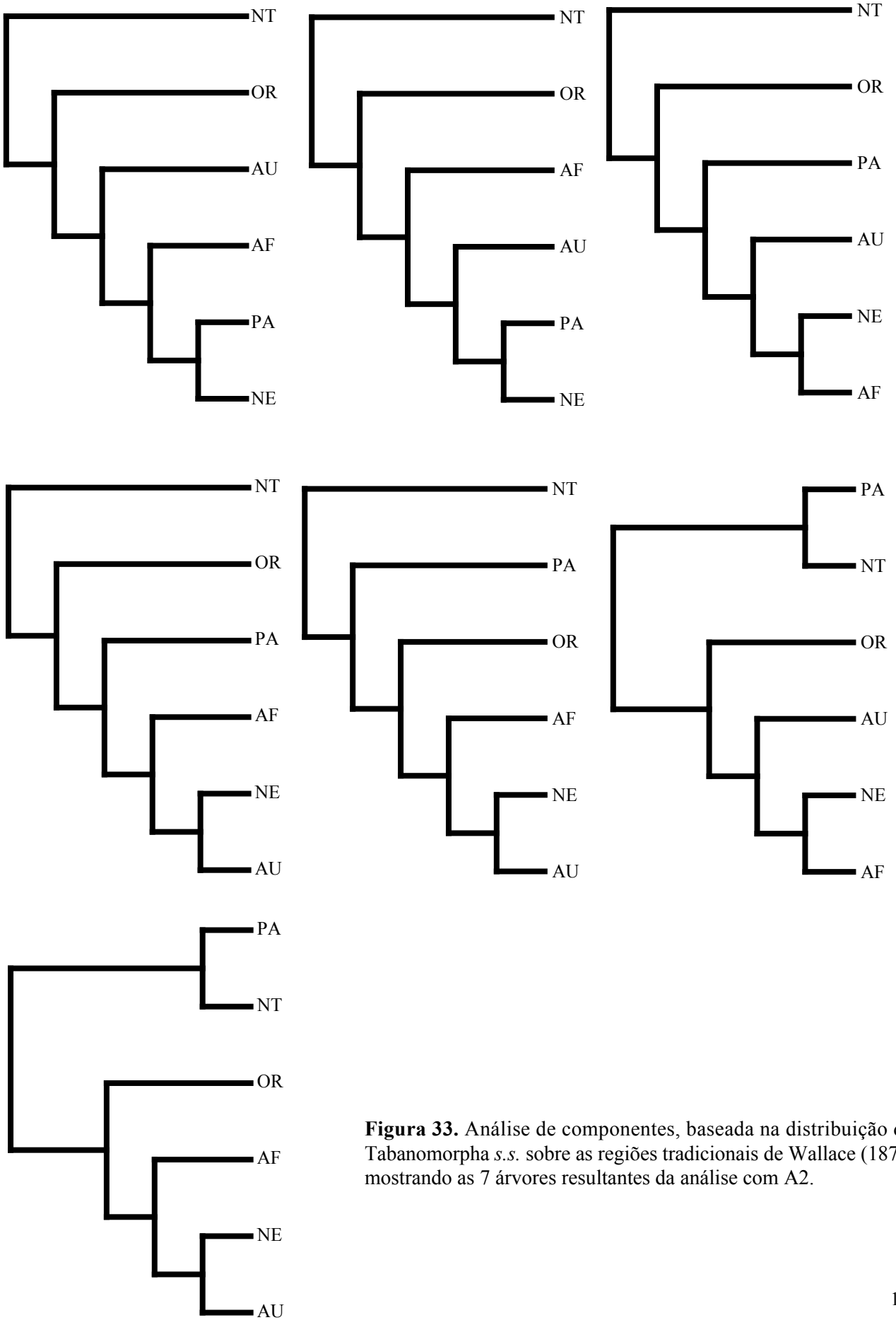


Figura 33. Análise de componentes, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre as regiões tradicionais de Wallace (1876), mostrando as 7 árvores resultantes da análise com A2.

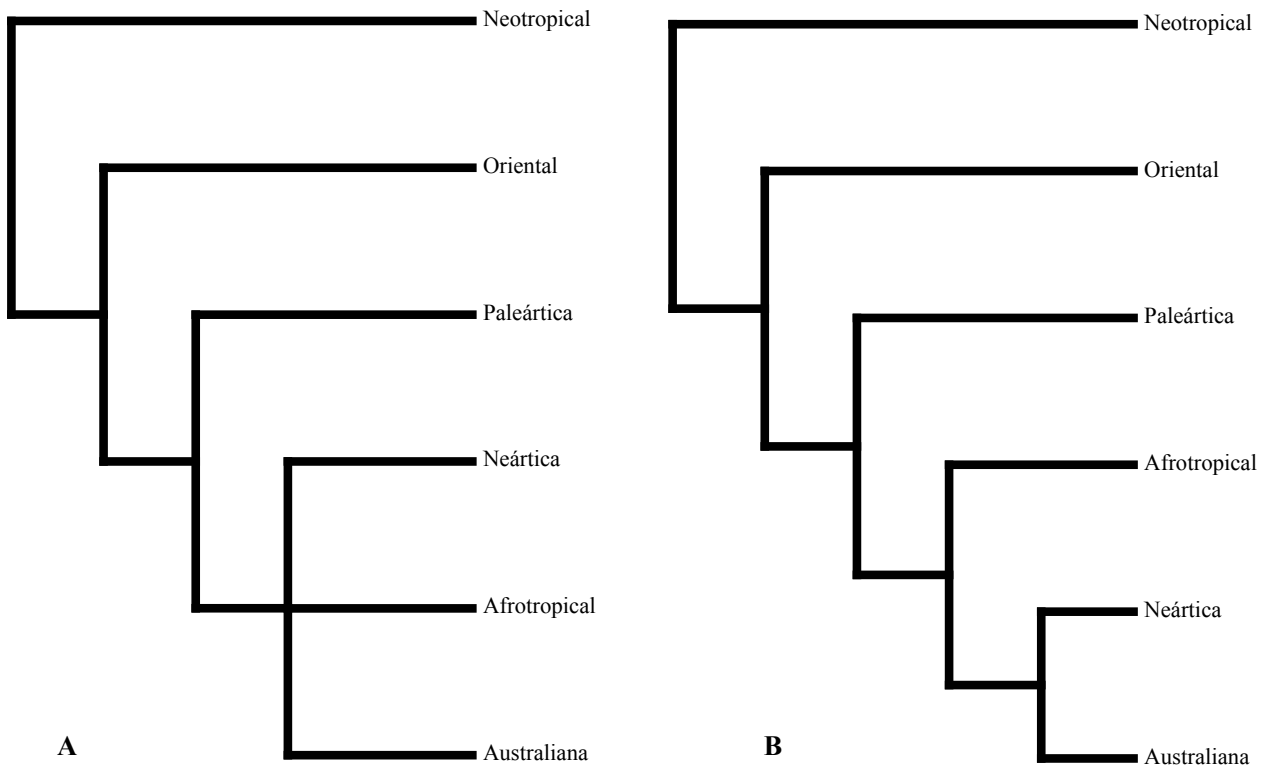


Figura 34. Análise de componentes sob A2, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre as regiões tradicionais de Wallace (1876). **A.** Consenso estrito (igual ao de maioria) das 7 árvores resultantes. **B.** Consenso de Nelson.

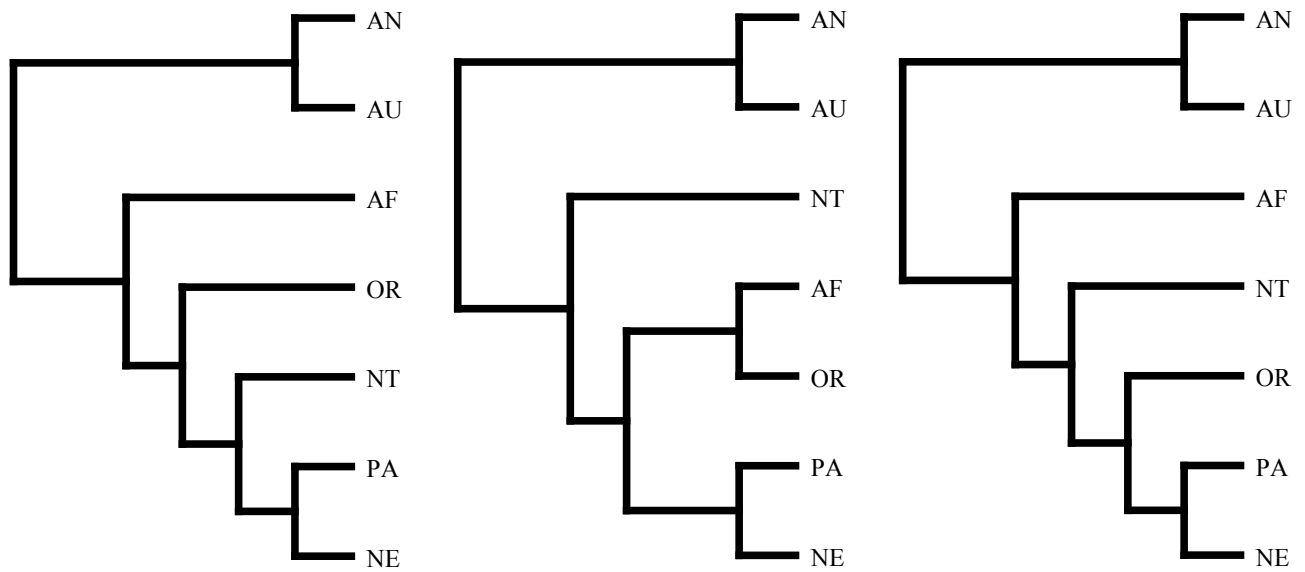


Figura 35. Análise de componentes, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b), mostrando as 3 árvores resultantes da análise com A0.

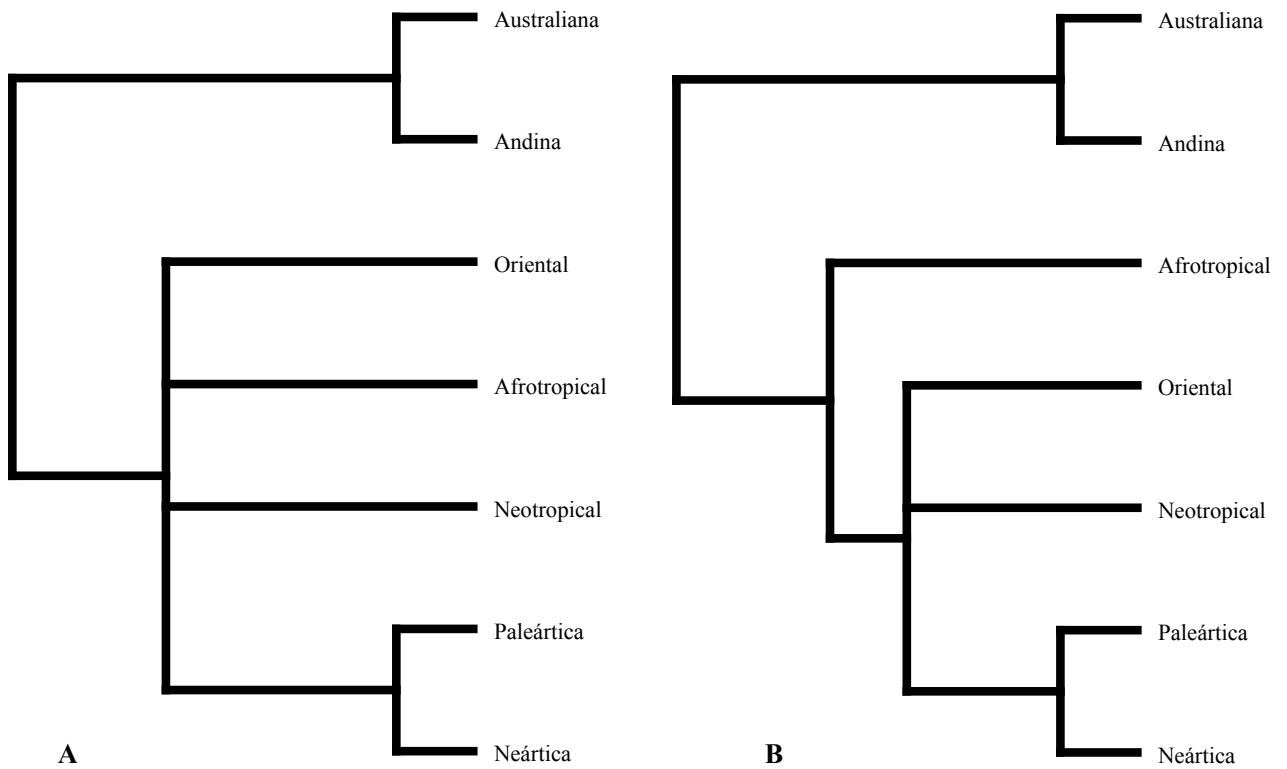


Figura 36. Análise de componentes sob A0, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b). **A.** Consenso estrito das 3 árvores resultantes. **B.** Consenso de Nelson (igual ao de maioria).

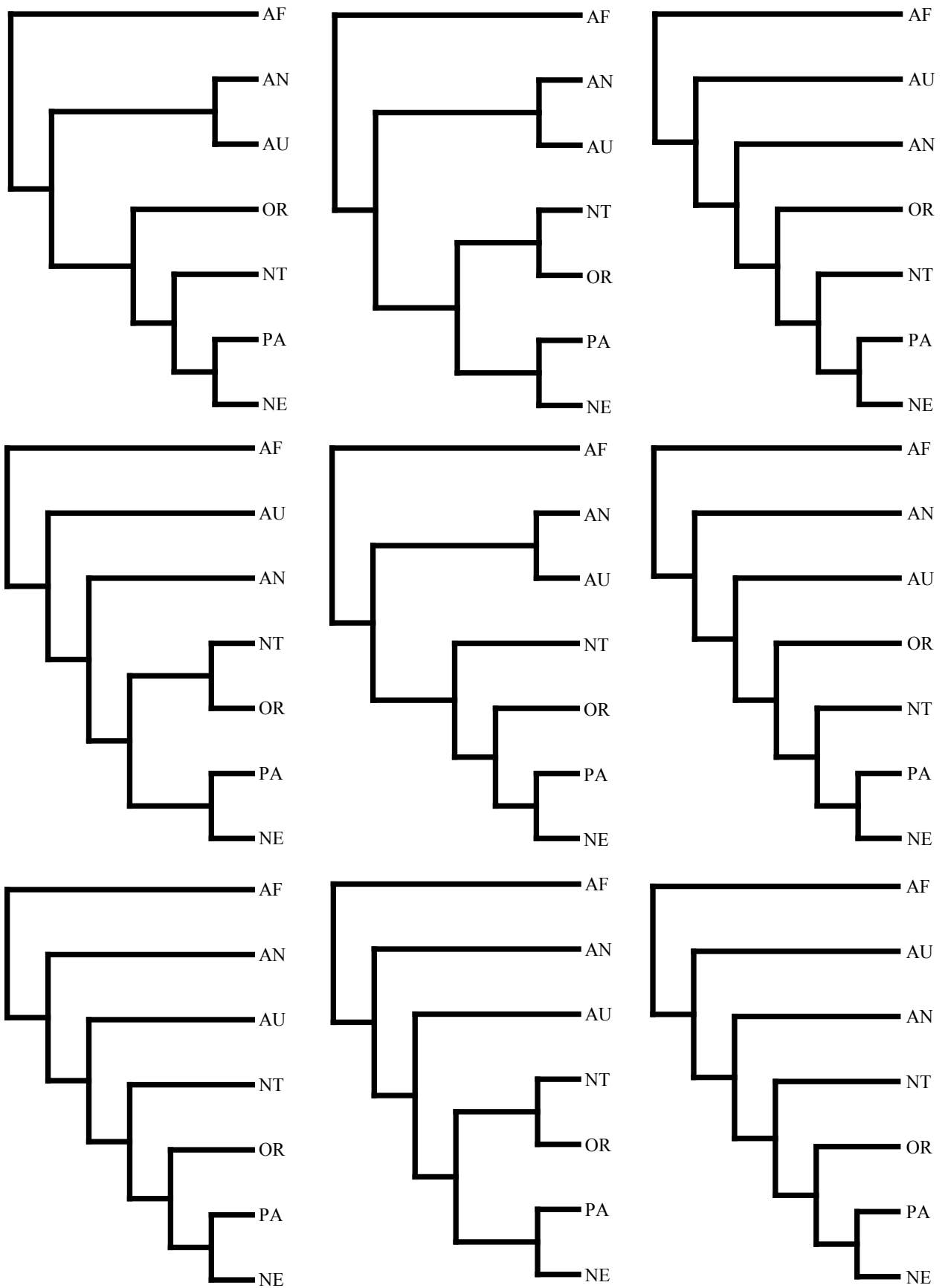


Figura 37. Análise de componentes, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b), mostrando as 9 árvores resultantes da análise com A1.

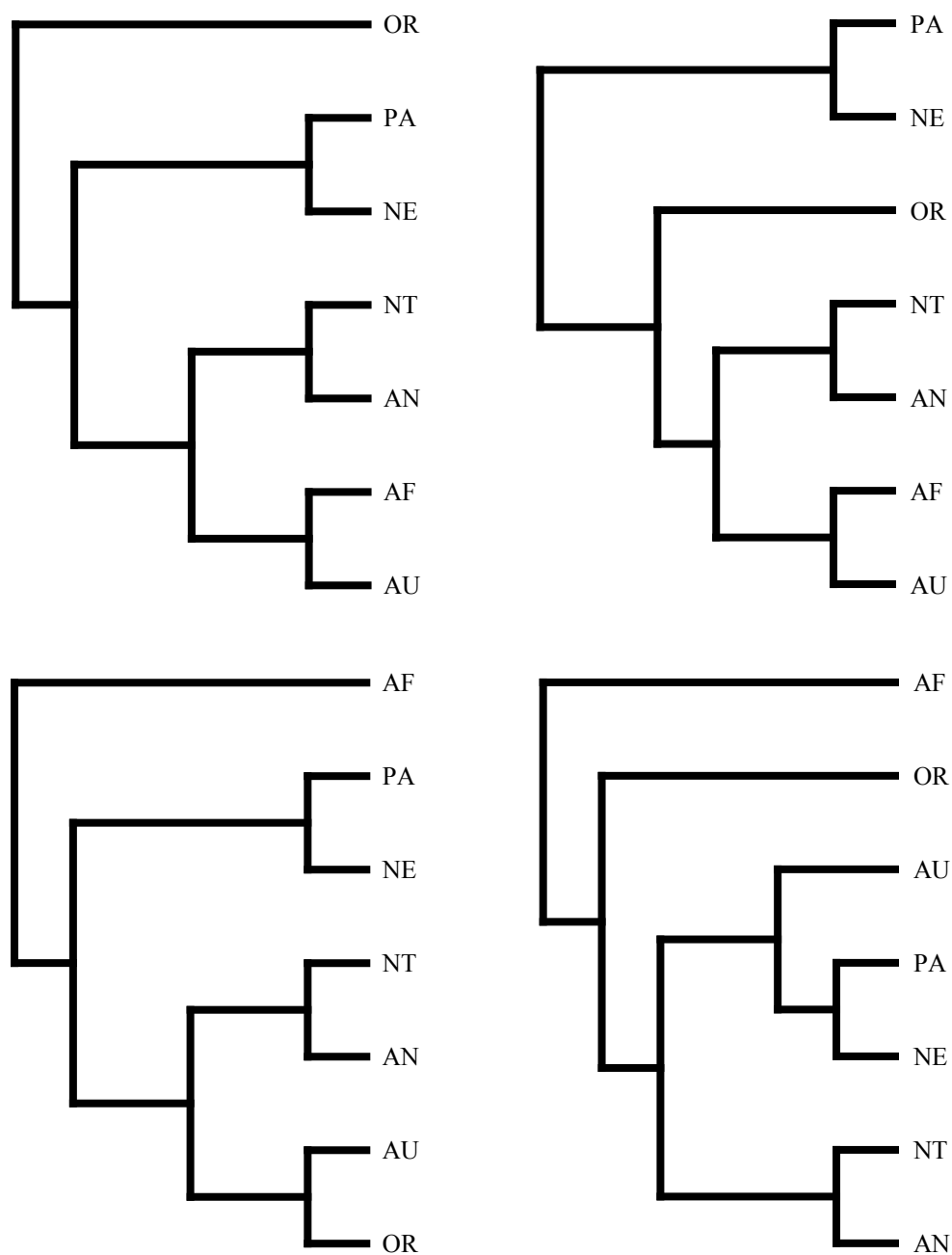


Figura 38. Análise de componentes, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b), mostrando as 4 árvores resultantes da análise com A2.

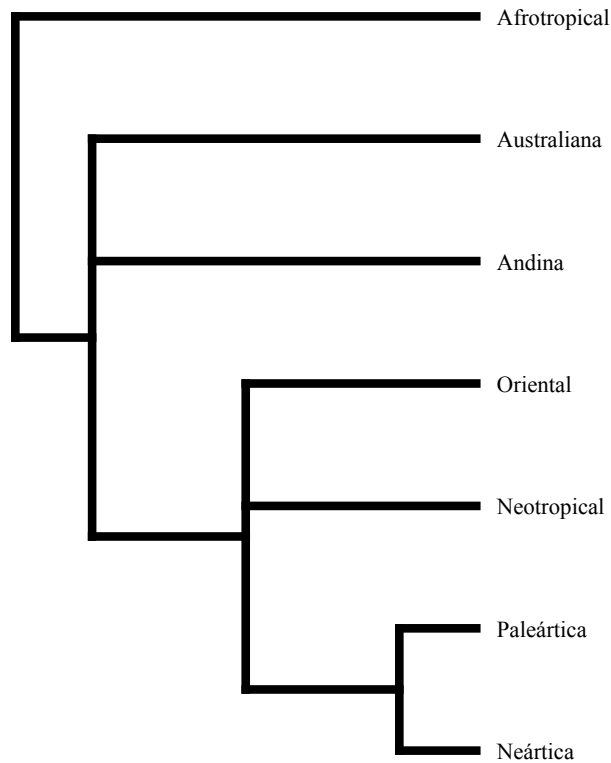


Figura 39. Análise de componentes sob A1, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b), mostrando o consenso estrito das 9 árvores resultantes (igual ao consenso de maioria e de Nelson).

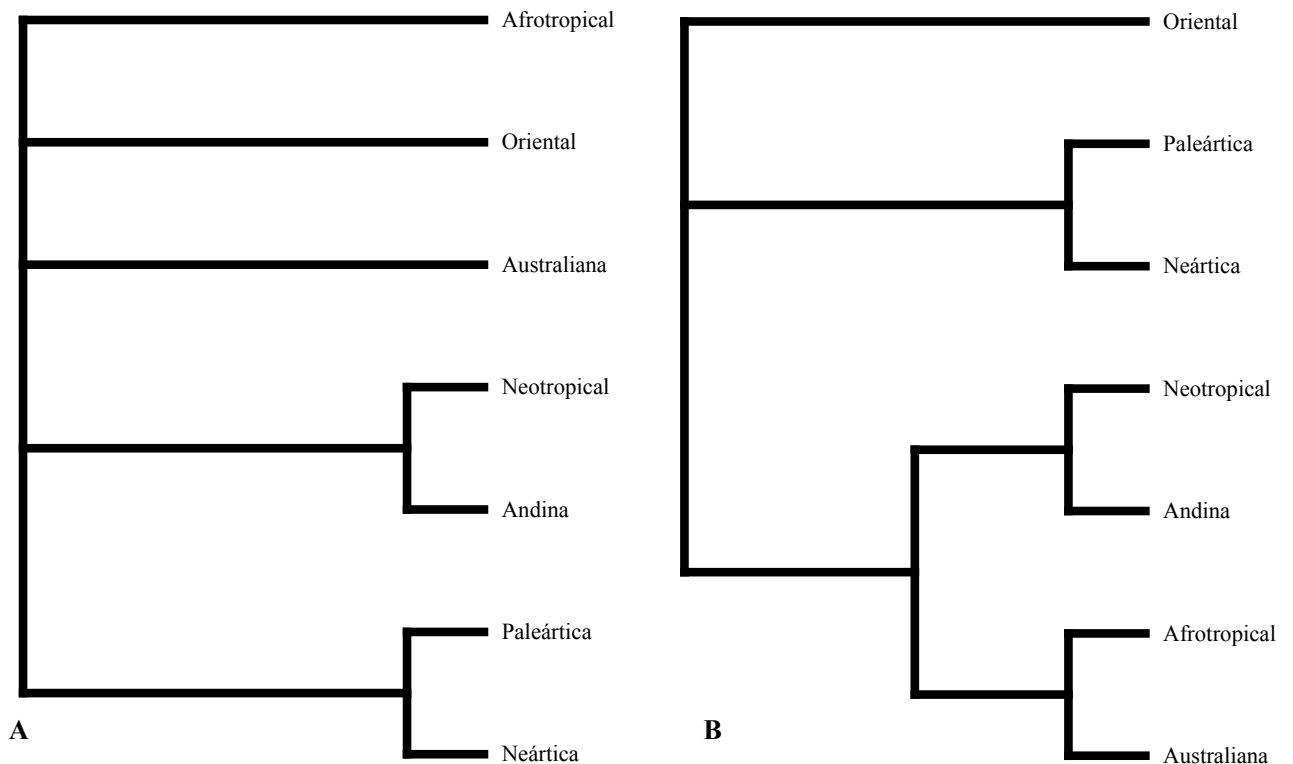


Figura 40. Análise de componentes sob A2, baseada na distribuição de *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b). **A.** Consenso de maioria das 4 árvores resultantes. **B.** Consenso de Nelson. O consenso estrito resultou em uma politomia completa.

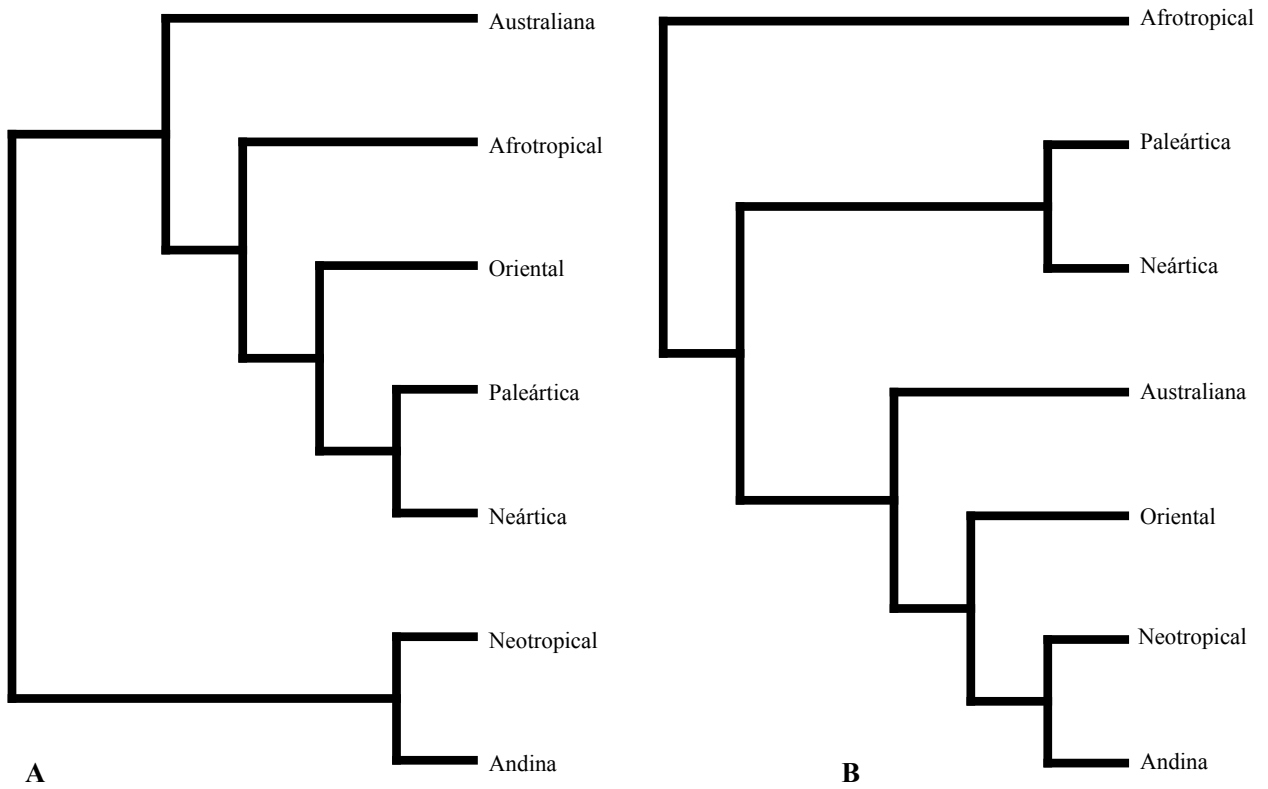


Figura 41. Análise de componentes nas sub-árvores obtidas com o Nelson 05 (Cao & Ducasse, 2005) a partir da filogenia de *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b). **A.** Árvore mais parcimoniosa resultado da análise sob A0. **B.** Árvore mais parcimoniosa sob A2.

((PA,NE),((NT,AN),(AF,(OR,AU))))
 ((PA,NE),((NT,AN),((AF,AU),OR)))
 ((PA,NE),(((NT,AN),AU),(AF,OR)))
 ((PA,NE),((NT,AN),((AF,OR),AU)))
 ((PA,NE),(((NT,AN),OR),(AF,AU)))
 ((PA,NE),(((NT,AN),AF),(OR,AU)))
 ((PA,NE),(((NT,AN),(OR,AU)),AF))
 ((PA,NE),((((NT,AN),AU),OR),AF))
 ((PA,NE),((((NT,AN),OR),AU),AF))
 ((PA,NE),(((NT,AN),(AF,AU)),OR))
 ((PA,NE),((((NT,AN),AU),AF),OR))
 ((PA,NE),((((NT,AN),AF),AU),OR))
 ((PA,NE),(((NT,AN),(AF,OR)),AU))
 ((PA,NE),((((NT,AN),OR),AF),AU))
 ((PA,NE),((((NT,AN),AF),OR),AU))

Figura 42. Análise de componentes, baseada nas sub-árvores obtidas com o Nelson 05 (Cao & Ducasse, 2005) a partir da filogenia de *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b), mostrando as 15 árvores resultantes da análise com A1.

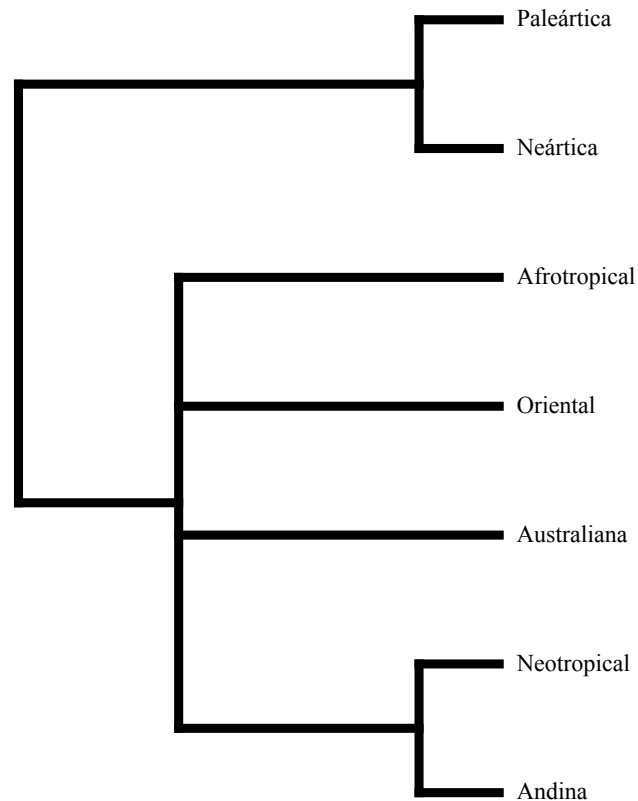


Figura 43. Análise de componentes sob A1, nas sub-árvores obtidas com o Nelson 05 (Cao & Ducasse, 2005) a partir da filogenia de *Tabanomorpha s.s.* sobre uma versão modificada das regiões de Morrone (2002b), mostrando o consenso estrito (igual ao consenso de maioria e de Nelson) das 15 árvores resultantes.

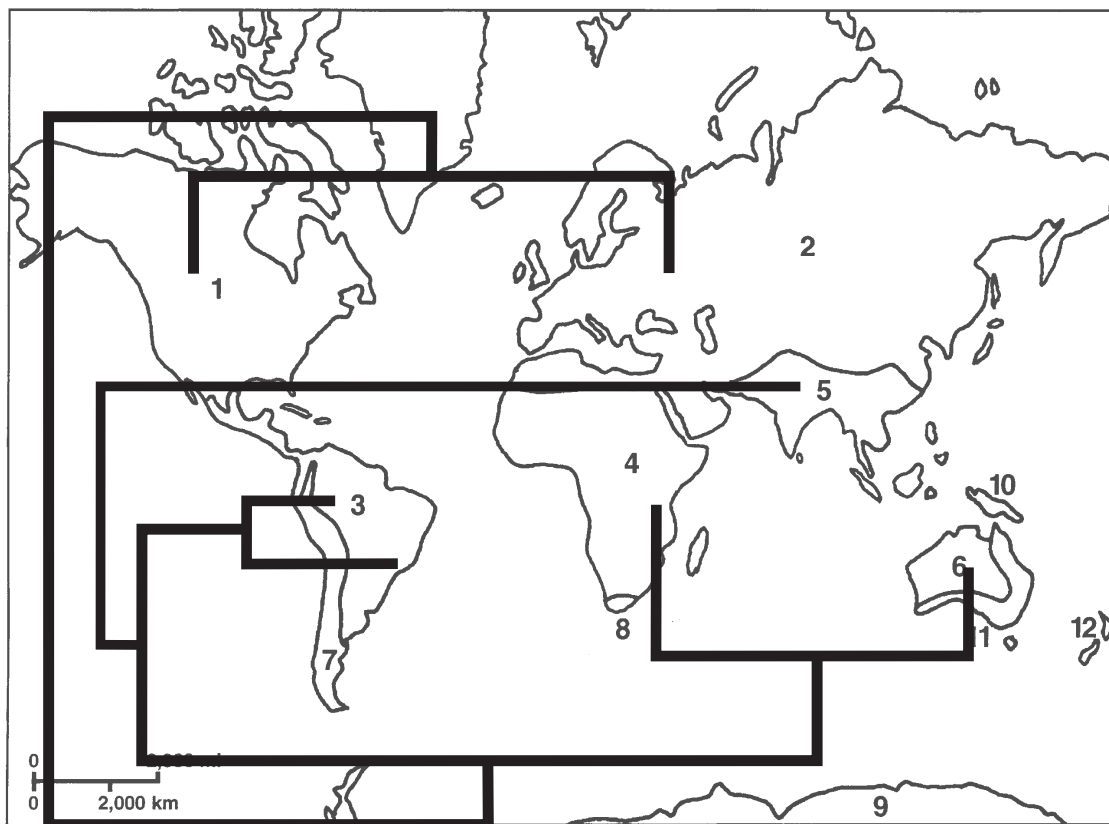


Figura 44. Um dos cladogramas de áreas da figura 38 obtido com análise de componentes sob A2, sobreposto às regiões biogeográficas de Morrone (2002b).

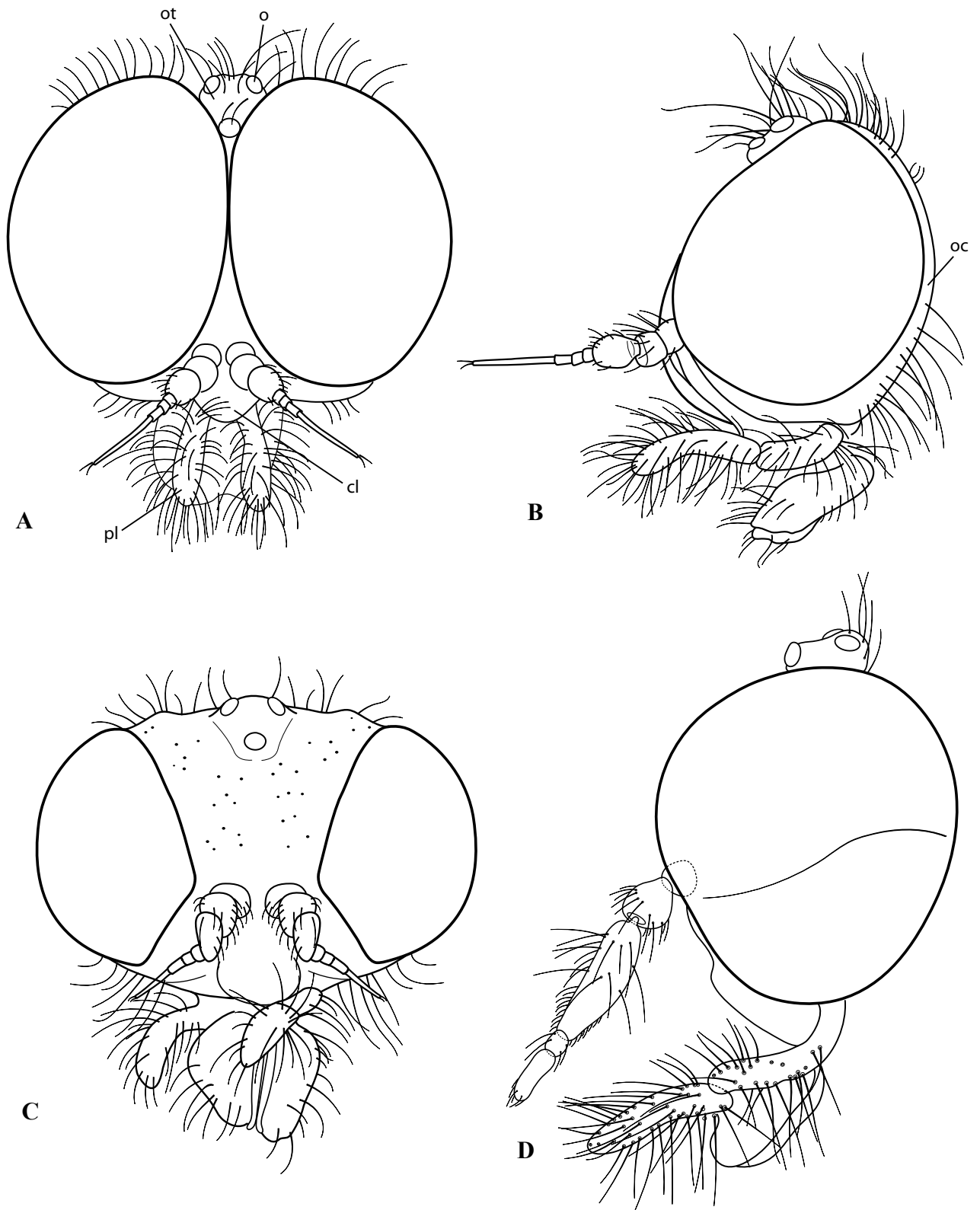


Figura 45. Cabeças de Rhagionidae. **A-C.** *Atherimorpha lamasi*. **A.** Macho, vista frontal. **B.** Macho, vista lateral. **C.** Fêmea, vista frontal. **D.** *Bolbomyia* sp. macho, vista lateral. Abreviações: cl: clipeo, pl: palpo, o: ocelo, oc: ocpício, ot: tubérculo ocelar.

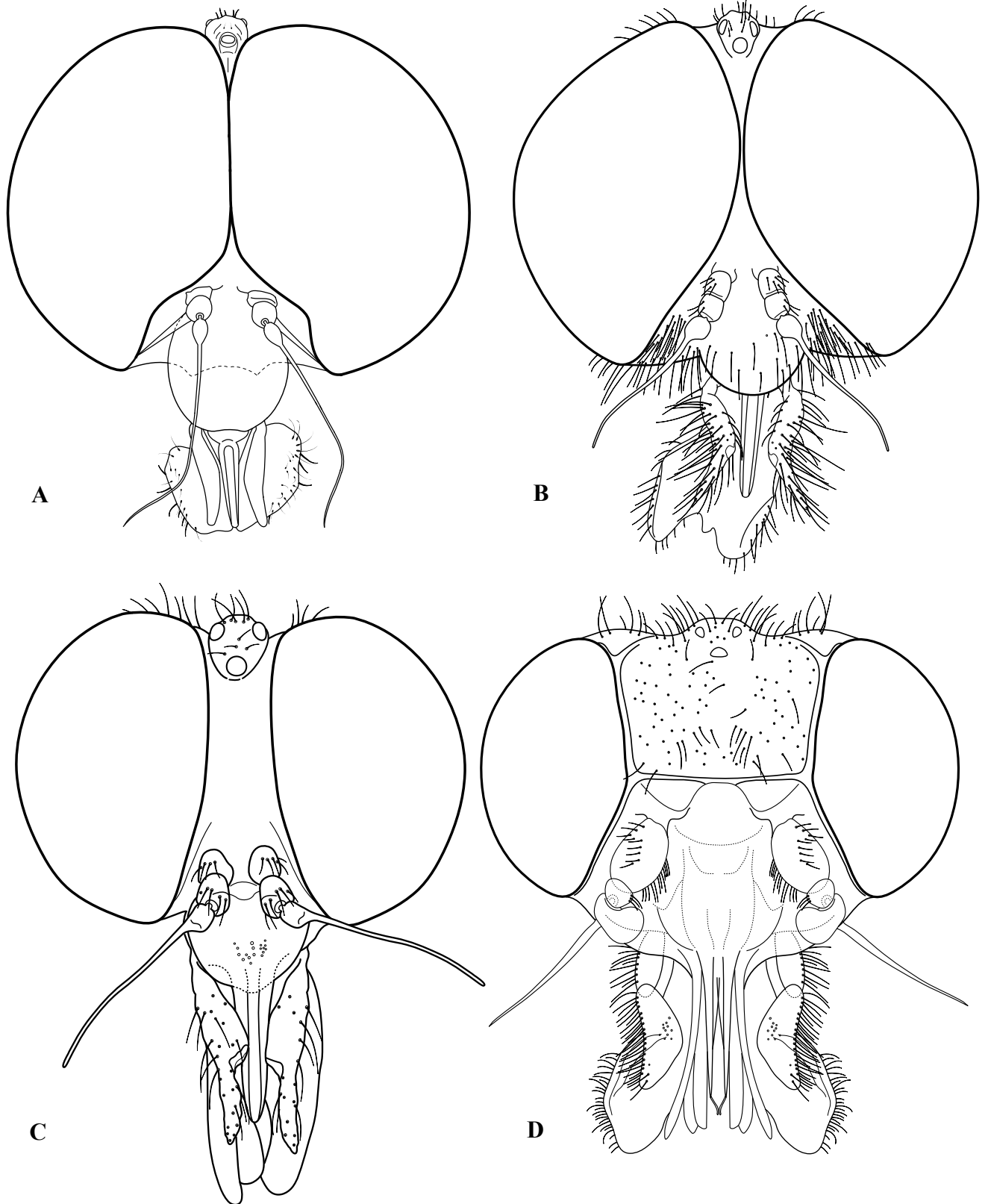


Figura 46. Cabeças de Rhagionidae, vista frontal. **A.** *Chrysopilus* sp., macho. **B.** *Rhagio mystaceus*, macho. **C.** *Neorhagio caligatus*, macho. **D.** *Symphoromyia* sp., fêmea.

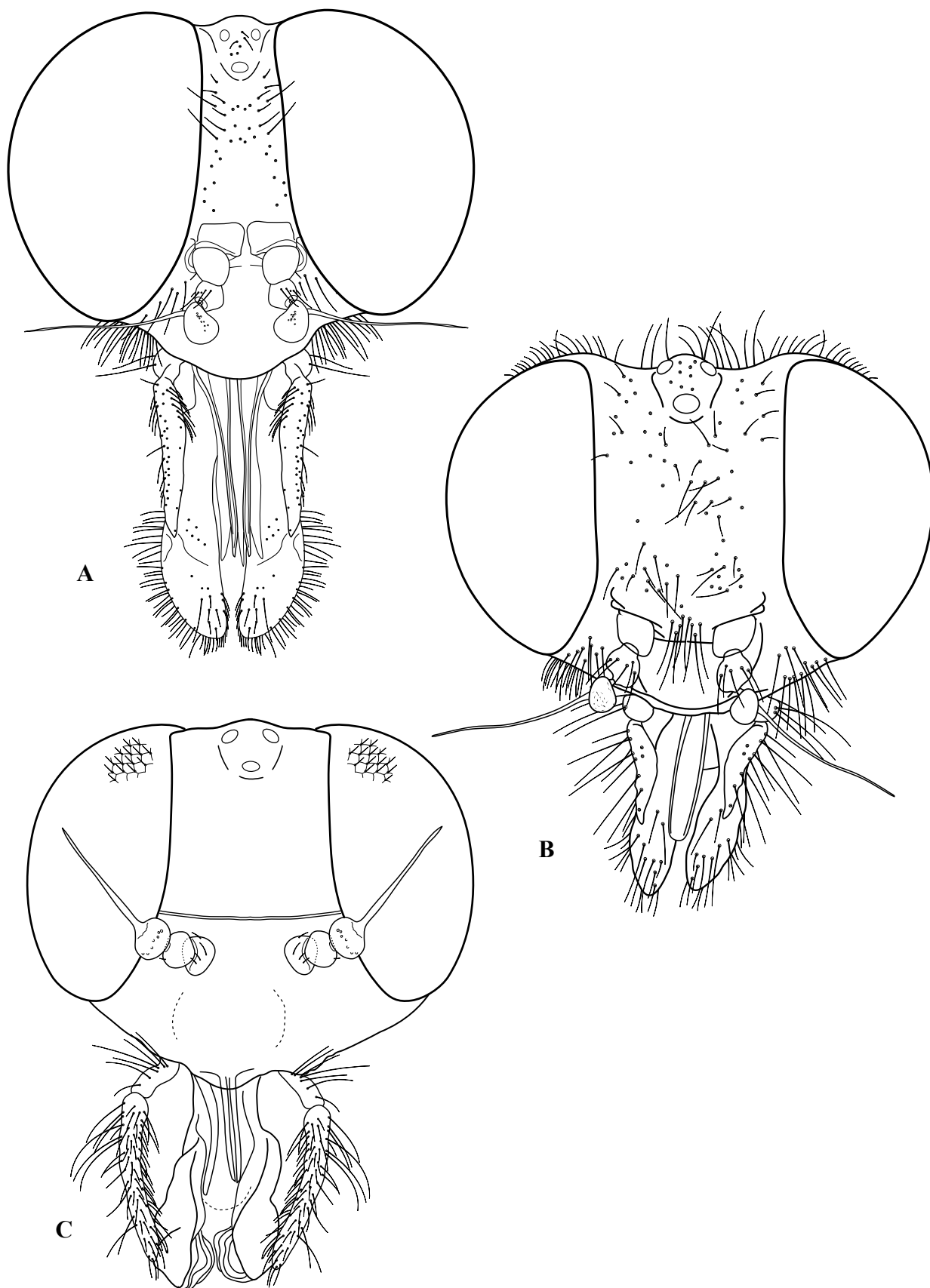


Figura 47. Cabeças de Athericidae, fêmeas, vista frontal. **A.** *Suragina* sp. **B.** *Xeritha* sp. **C.** *Dasyomma* sp.

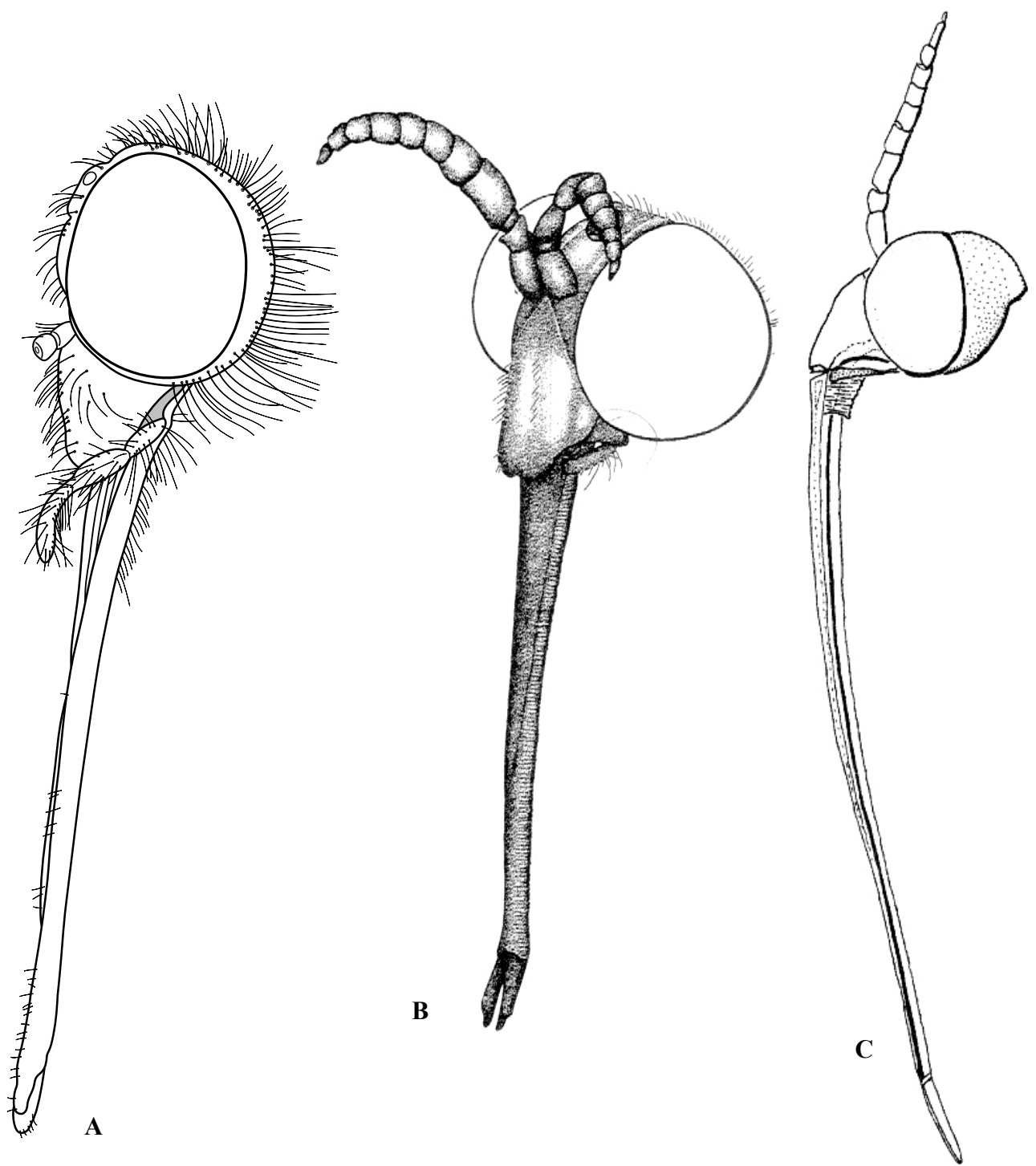


Figura 48. Cabeças de fêmeas, vista lateral. **A.** Rhagionidae: *Arthroteles* sp. **B-C.** Vermileonomorpha (modificado de Stuckenberg, 1995, 2003). **B.** *Vermipardus* sp. **C.** *Isalomyia* sp.

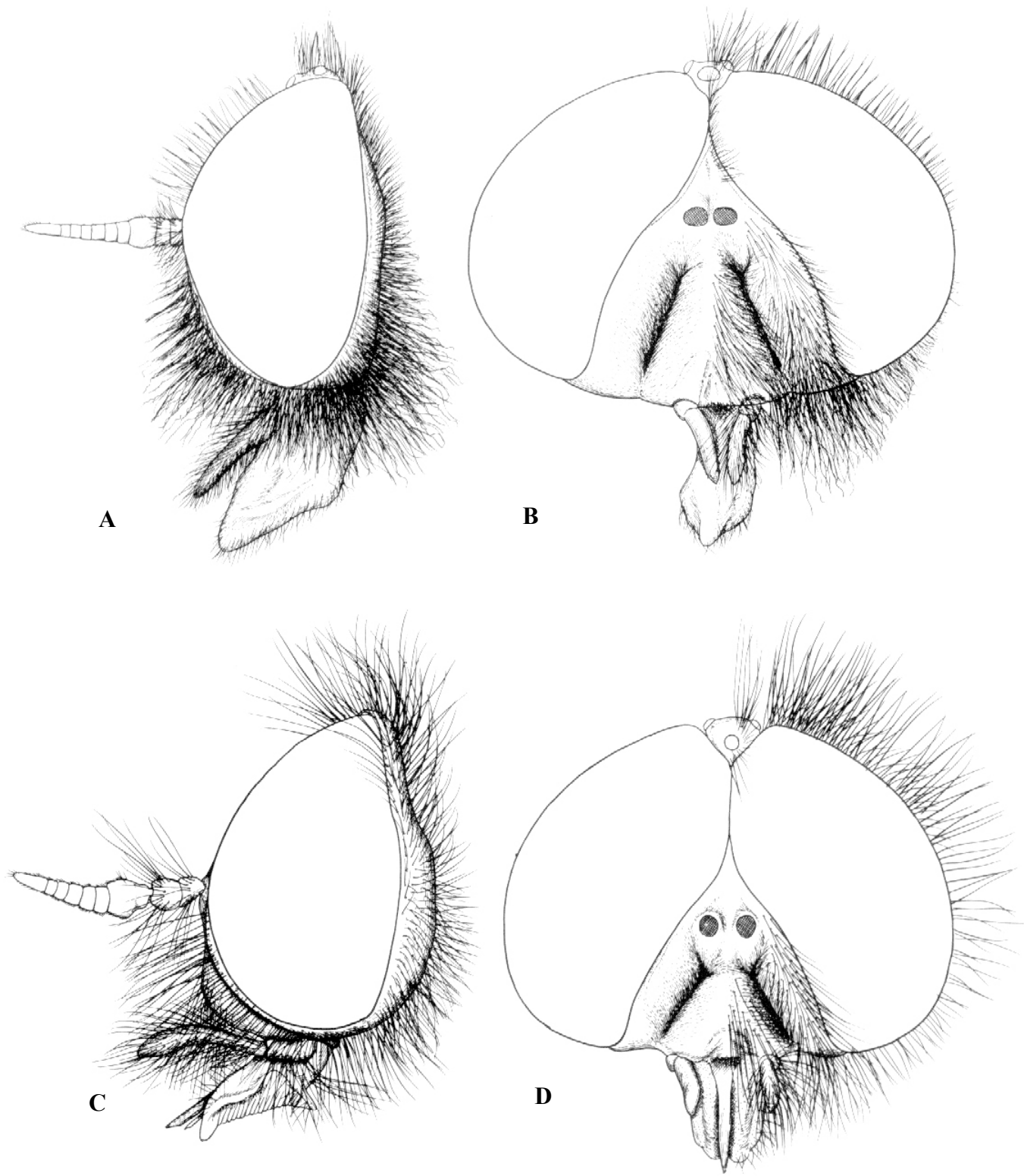


Figura 49. Cabeças de Rhagionidae, machos. **A-B.** *Pseudoerinna* sp. **A.** Vista lateral. **B.** Vista frontal. **C-D.** *Glutops* sp. **C.** Vista lateral. **D.** Vista frontal. Modificado de Nagatomi & Saigusa (1970).

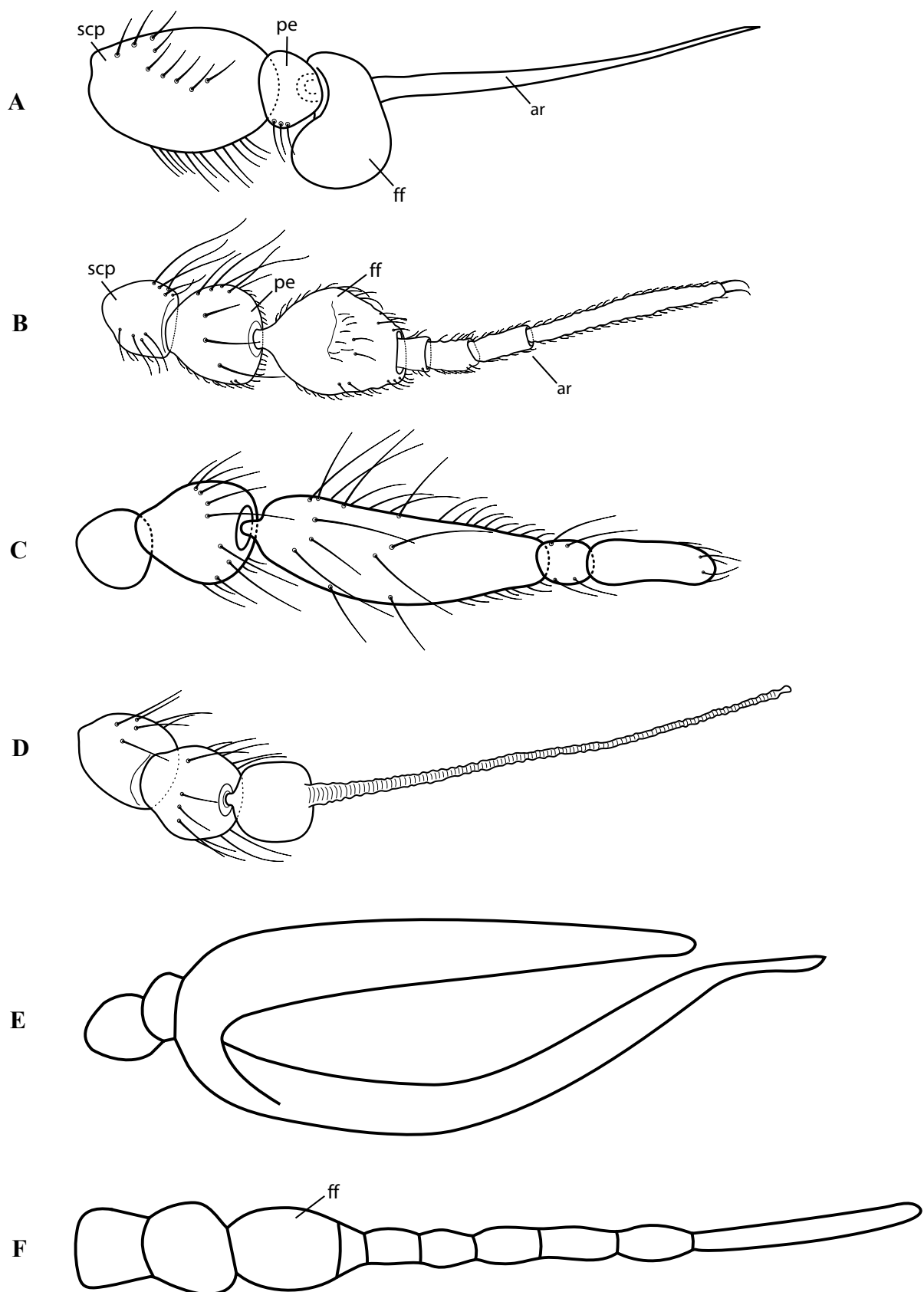


Figura 50. Antenas de Rhagionidae. **A.** *Symphoromyia* sp. **B.** *Atherimorpha lamasi*. **C.** *Bolbomyia* sp. **D.** *Neorhagio nagatomii*. **E.** *Schizella* sp. (modificado de Nagatomi, 1982b). **F.** *Arthroteles* sp. Abreviações: ar, arista; ff, primeiro flagelômero; pe, pedicelo; scp, escapo.

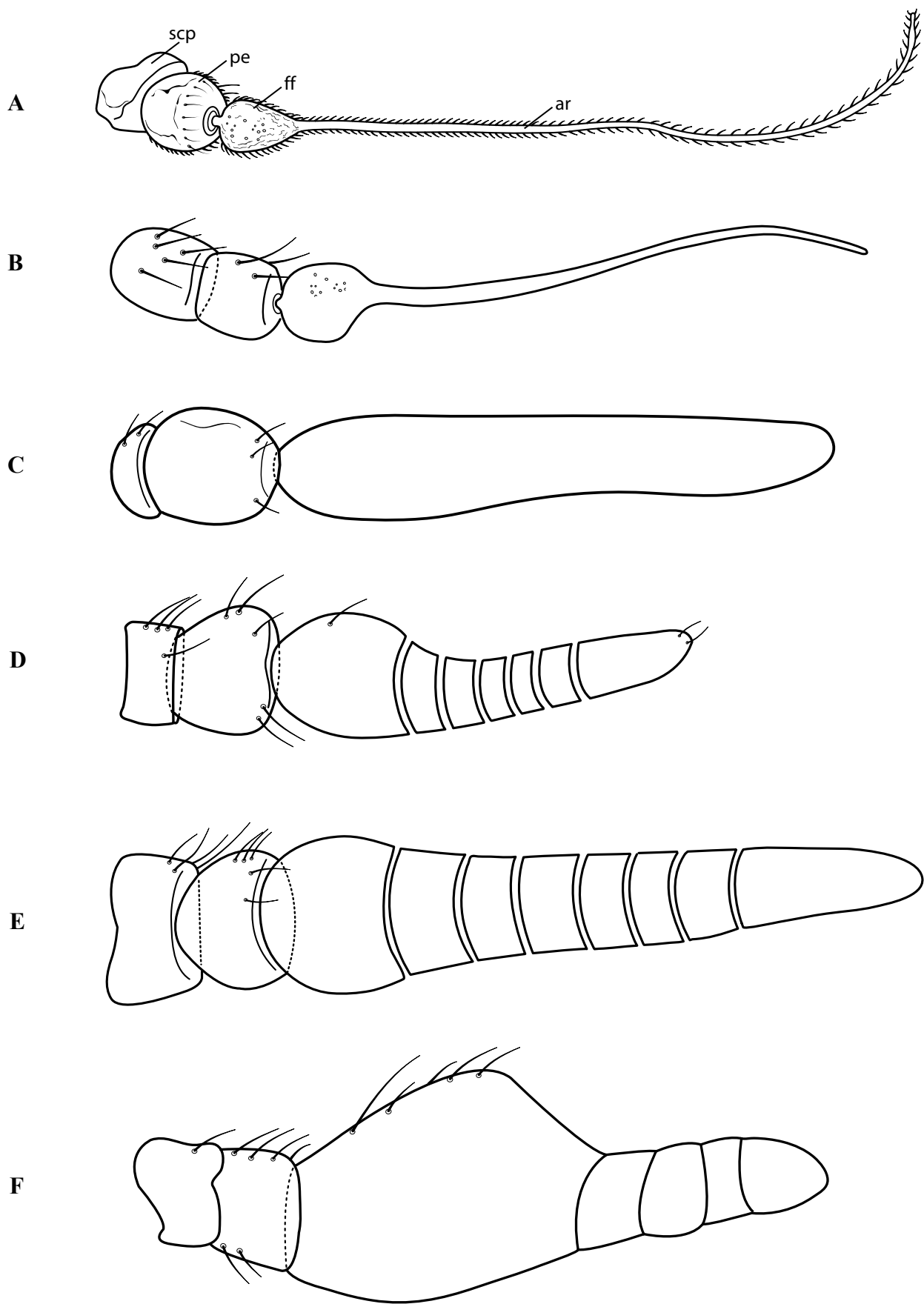


Figura 51. Antenas de Rhagionidae e Austroleptidae. **A-E.** Rhagionidae. **A.** *Chrysopilus fascipennis*. **B.** *Rhagio mystaceus*. **C-E.** (modificado de Nagatomi, 1982b). **C.** *Litoleptis* sp. **D.** *Glutops* sp. **E.** *Pseudoerinna*. **F.** Austroleptidae. *Austroleptis* sp. (modificado de Stuckenberg, 2001).

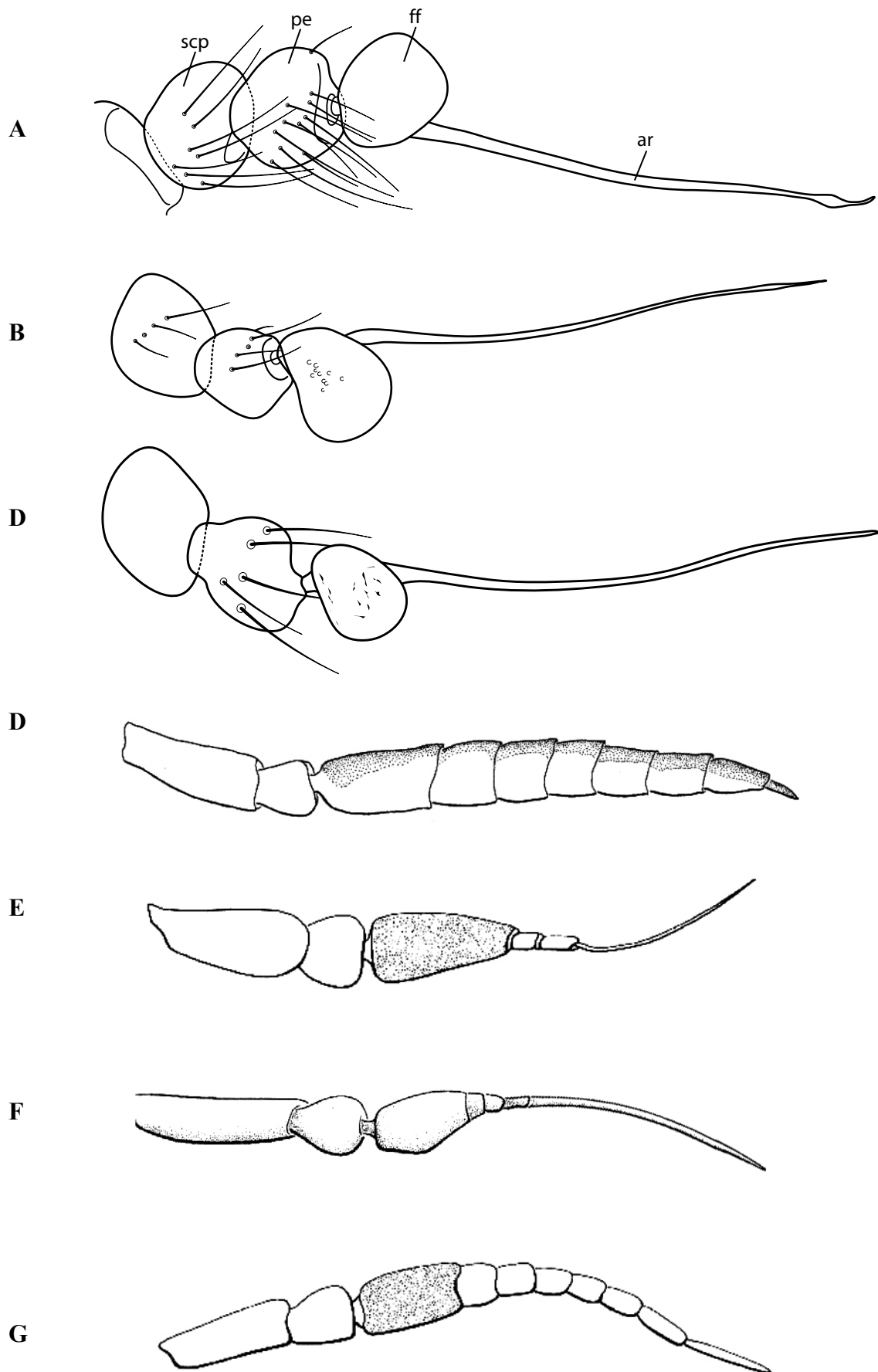


Figura 52. Antenas de Athericidae e Vermileonomorpha. **A-C.** Athericidae. **A.** *Atherix variegata*. **B.** *Suragina* sp. **C.** *Xeritha* sp. **D-G.** Vermileonomorpha (modificado de Stuckenberg, 1999, 2000b, 2003). **D.** *Isalomyia* sp. **F.** *Lampromyia* sp. **G.** *Vermipardus* sp.

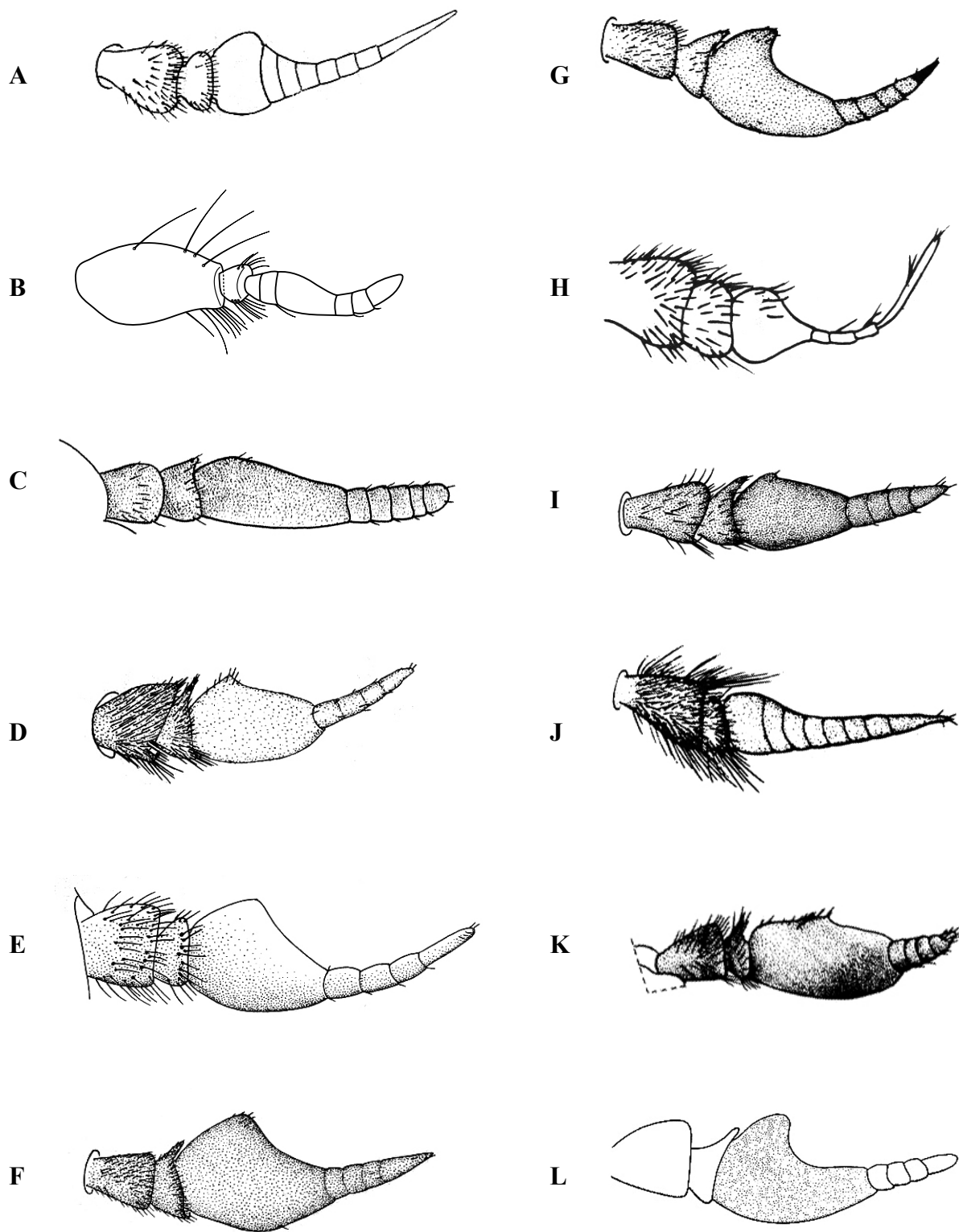


Figura 53. Antenas de Tabanidae (modificado de Papavero & Coscarón, em preparação). **A.** *Esenbeckia* sp. **B.** *Haematopota* sp. **C.** *Lepiselaga* sp. **D.** *Leucotabanus* sp. **E.** *Mesomyia* sp. **F.** *Pachyschelomyia* sp. **G.** *Phaeotabanus* sp. **H.** *Protosilvius* sp. **I.** *Pseudacanthocera* sp. **J.** *Scaptia* sp. **K.** *Selasoma* sp. **L.** *Tabanus* sp.

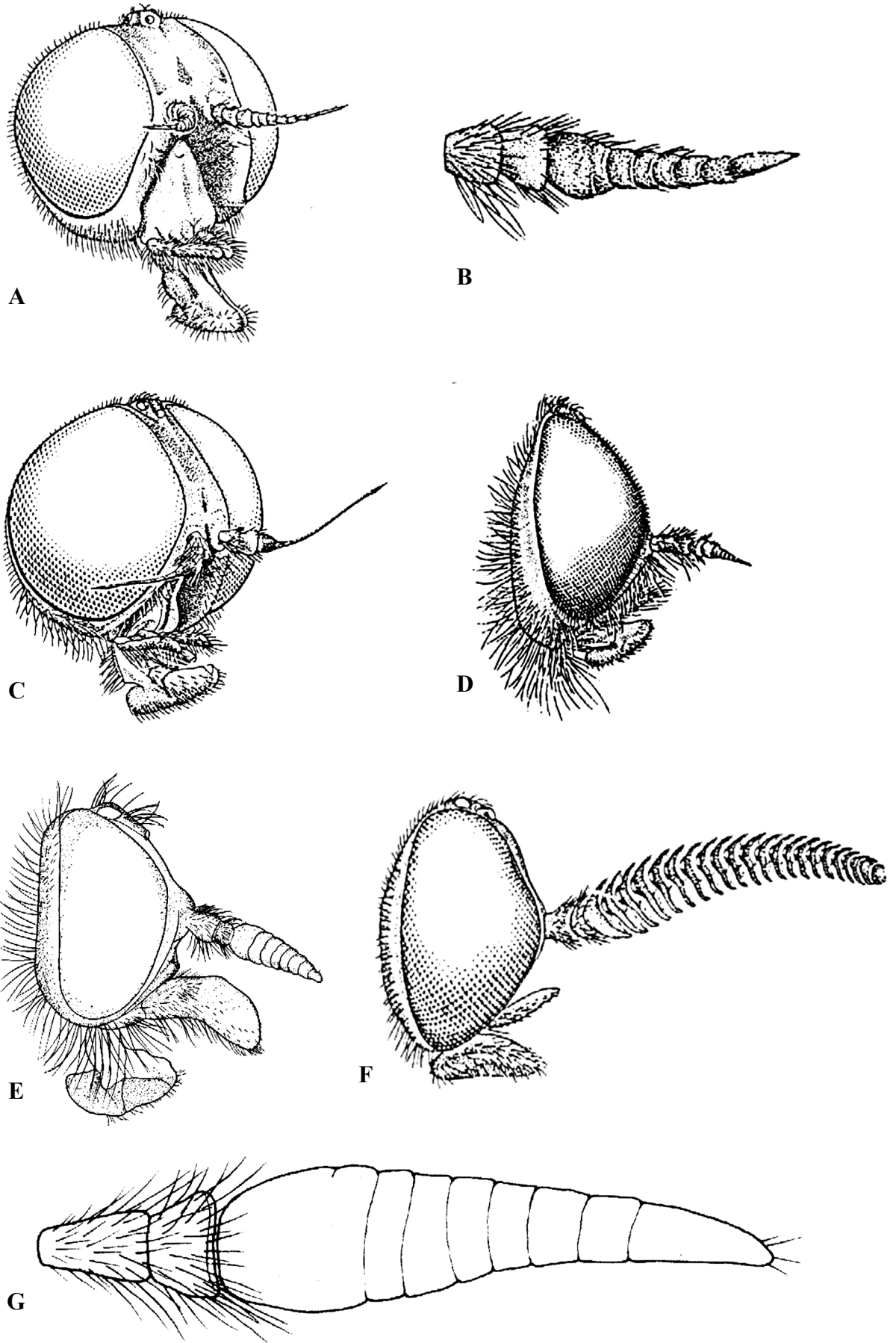


Figura 54. Cabeças e antenas. **A-D.** Coenomyidae (modificado de James, 1981). **A-B.** *Arthropeas* sp. **A.** Vista fronto-lateral. **B.** Antena. **C.** *Dialysis* sp., vista fronto-lateral. **D.** *Coenomyia* sp., vista lateral. **E.** Heterostomidae. *Heterostomus curvipalpis* (modificado de Nagatomi, 1985). **F.** Rachiceridae. *Rachicerus* sp., vista lateral (modificado de James, 1981). **G.** Stratiomyidae. *Beris* sp. (modificado de Nagatomi & Tanaka, 1972).

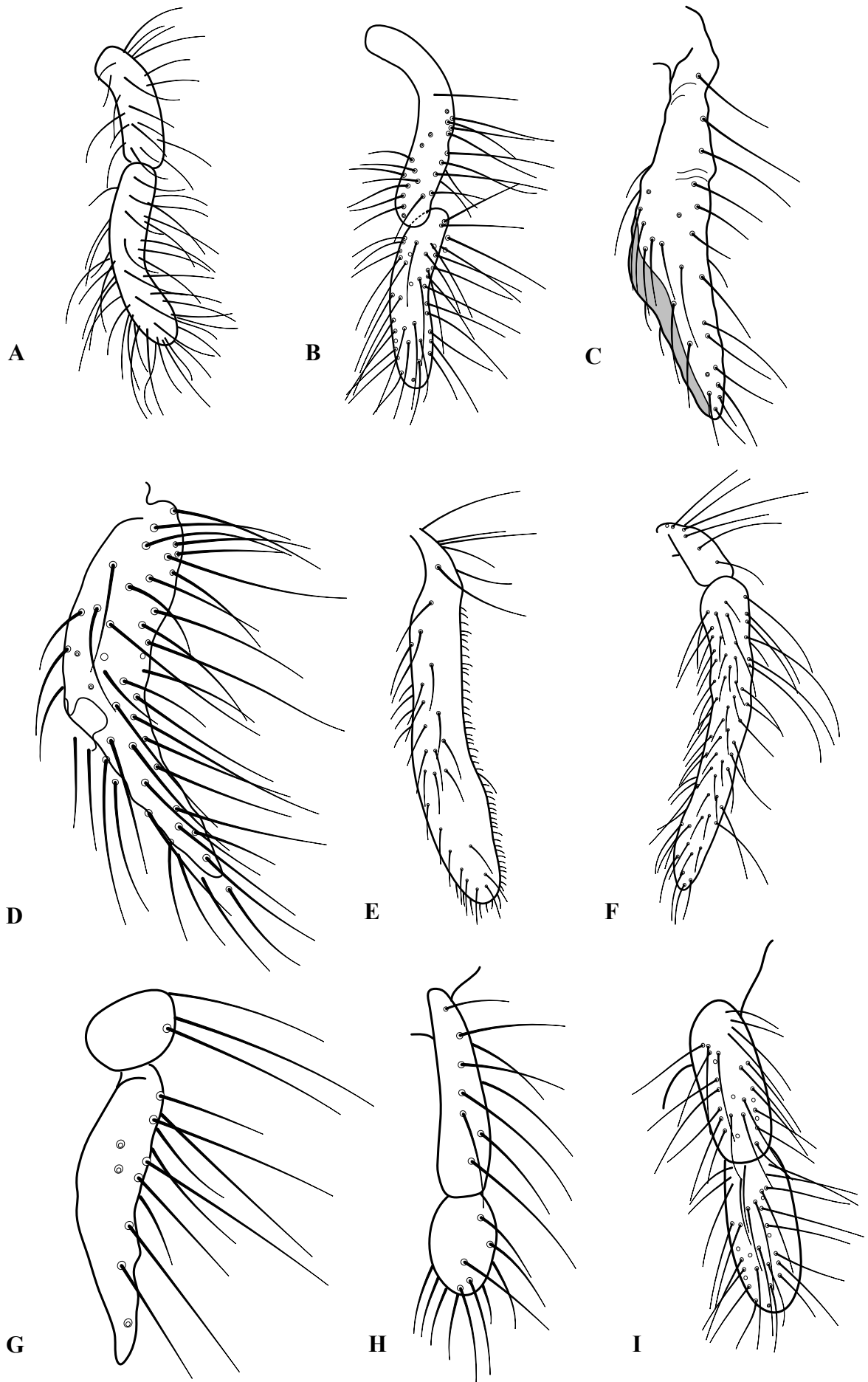


Figura 55. Palpos maxilares. **A-D.** Rhagionidae. **A.** *Atherimorpha lamasi*. **B.** *Bolbomyia* sp. **C.** *Neorhagio nagatomii*. **D.** *Spaniopsis* sp. **E-F.** Athericidae. **E.** *Dasyomma* sp. **F.** *Xeritha* sp. **G.** Austroleptidae. *Austroleptis* sp. **H.** Tabanidae. *Stenotabanus* sp.

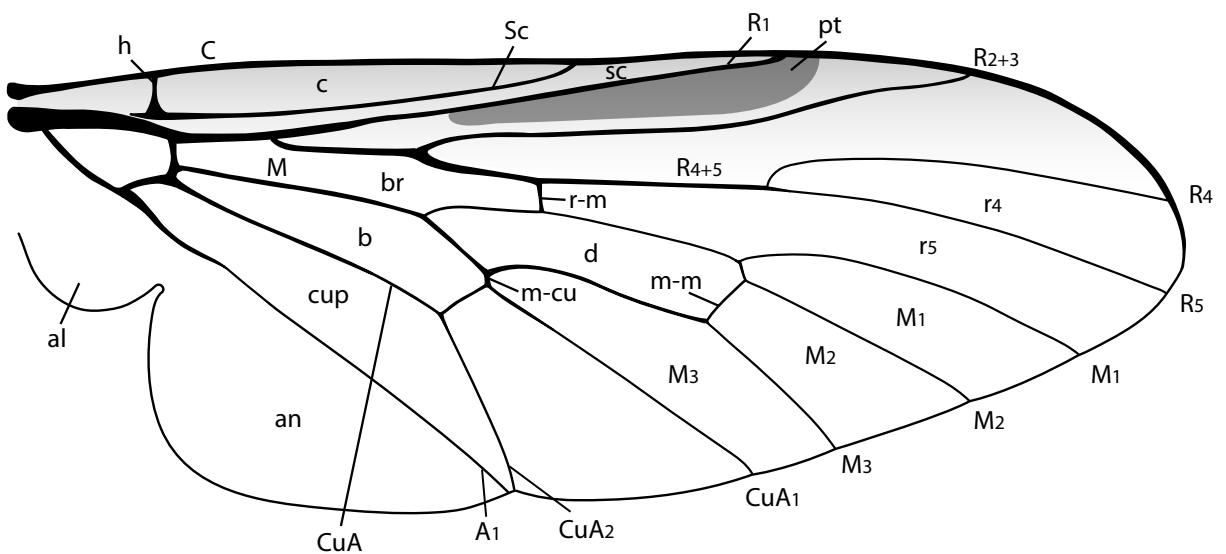


Figura 56. Asa de *Atherimorpha lamasi*, mostrando a terminologia e o sistema de homologia das veias utilizados nesse estudo. Abreviações: al, álula; an, célula anal; b, célula basal; br, basal célula radial; C, veia costal; c, célula costal; cup, célula cubital posterior; d, célula distal; h, humeral; M, célula m; m-m, veia transversa m-m; m-cu, veia transversa m-cu; pt, pterostigma; r, célula radial; Sc, veia subcostal; sc, célula subcostal (modificado de Santos, 2005a).

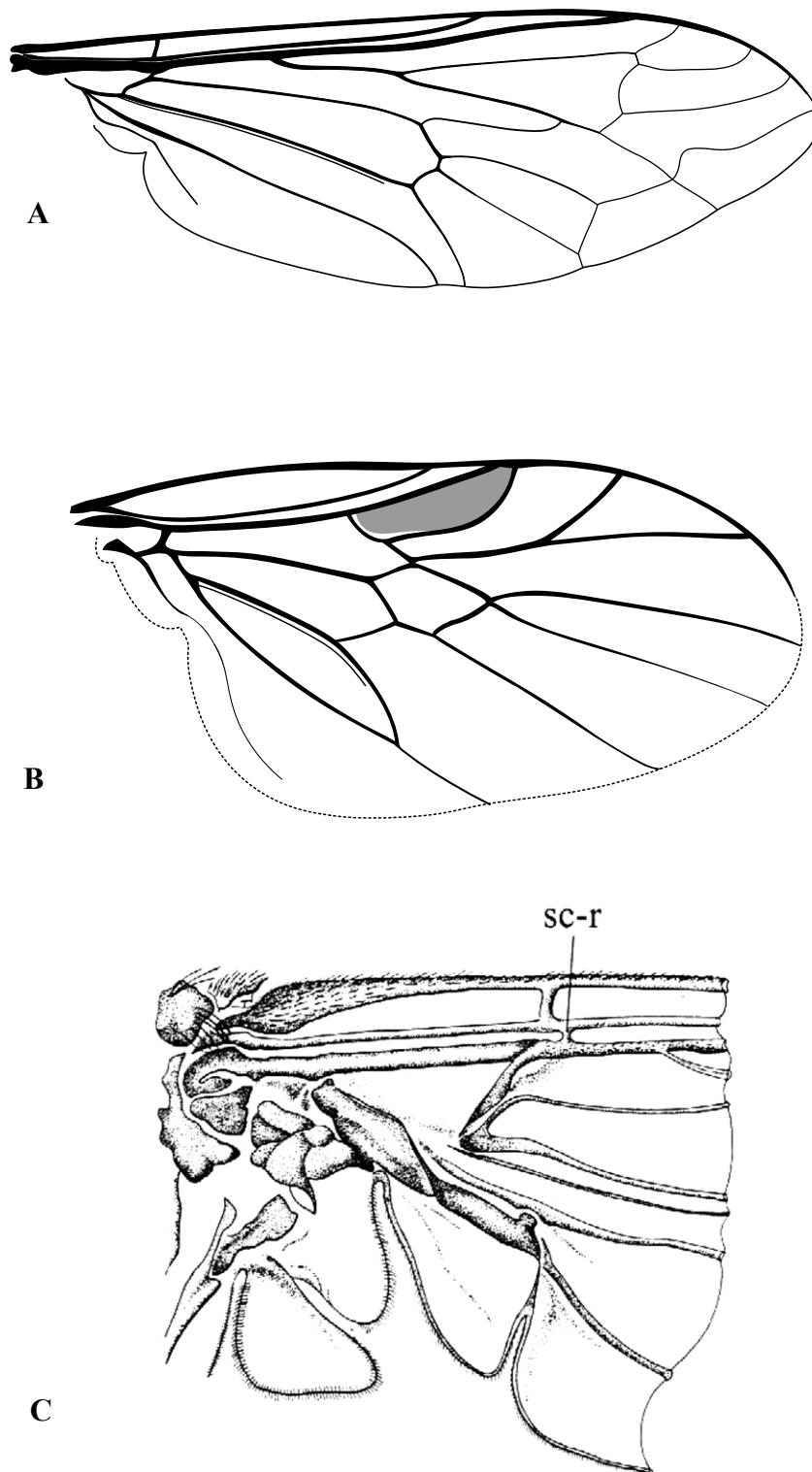
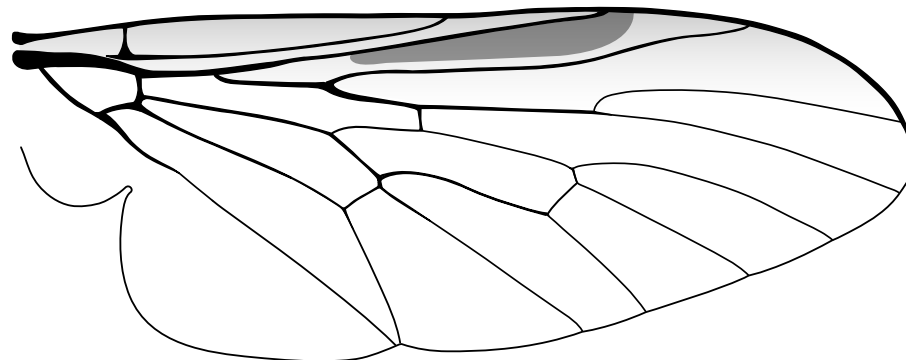


Figura 57. Asas. **A.** Exeretoneuridae. *Exeretoneura* sp. **B.** Stratiomyidae. *Beris* sp. **C.** Detalhe da posição de sc-r, próximo à humeral, em *Tabanus* sp. (Tabanidae) (modificado de Stuckenberg, 2001).



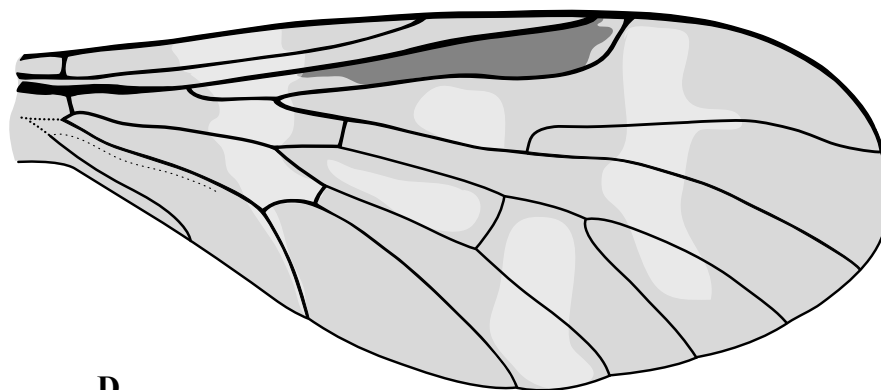
A



B

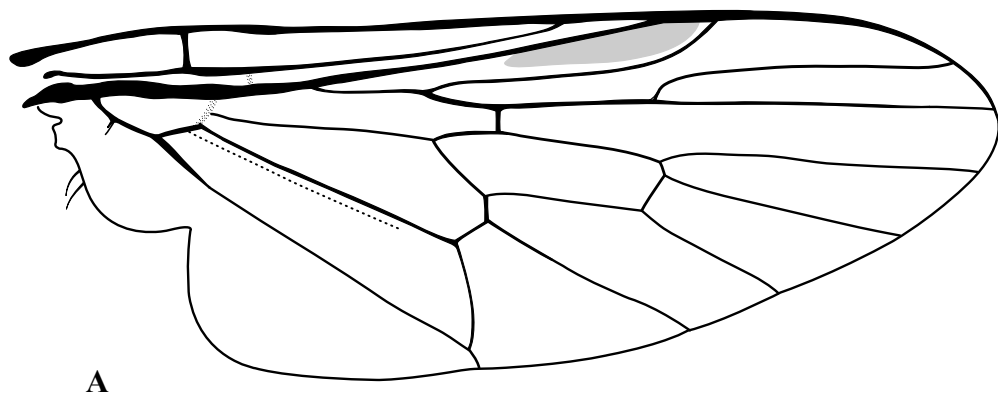


C

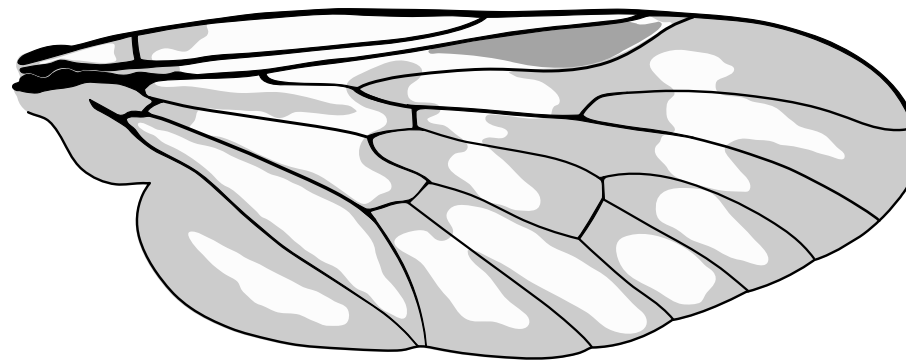


D

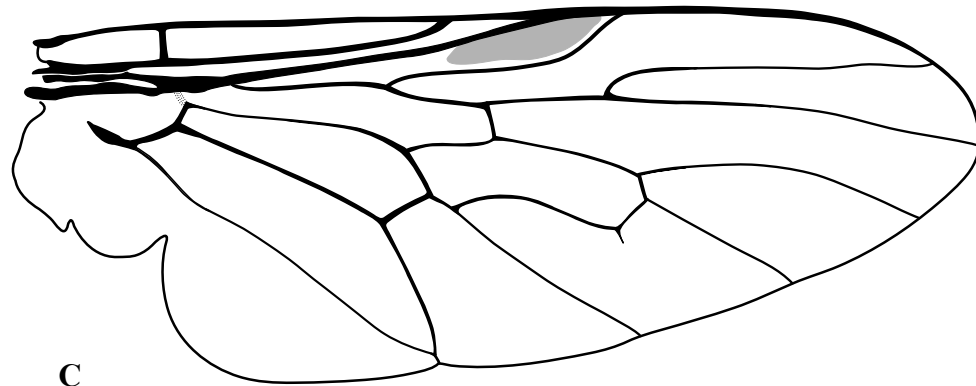
Figura 58. Asas de Rhagionidae. **A.** *Arthroteles* sp. **B.** *Atherimorpha lamasi*. **C.** *Bolbomyia* sp. **D.** *Neorhagio caligatus*



A



B

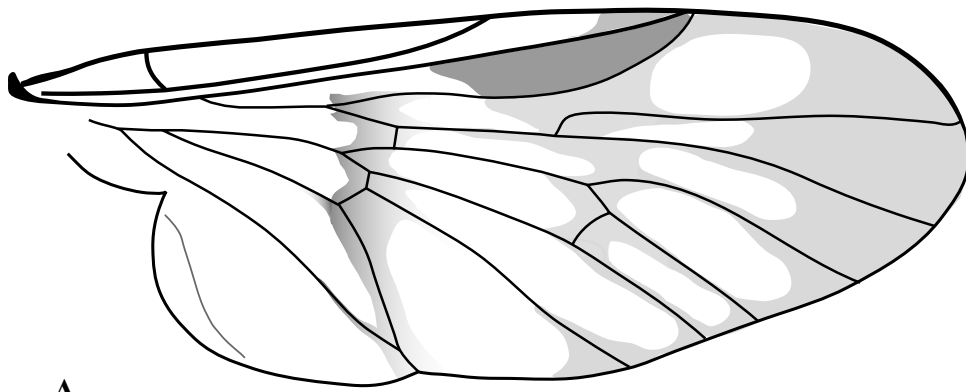


C

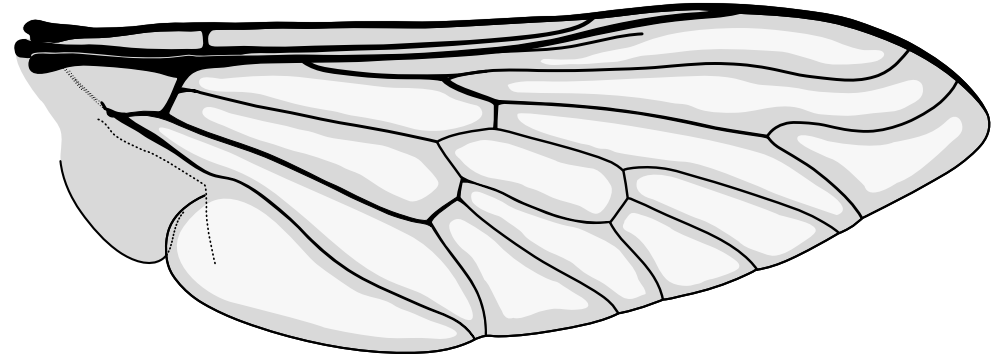


D

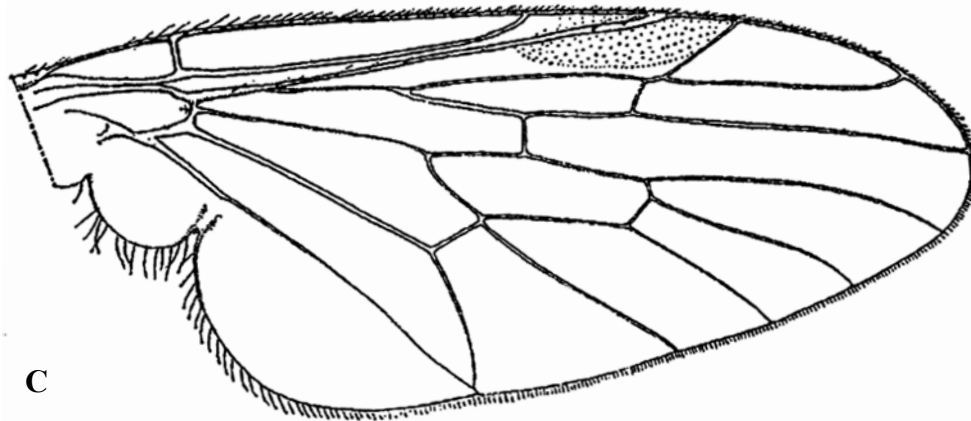
Figura 59. Asas de Rhagionidae. **A.** *Ptiolina* sp. **B.** *Rhagio mystaceus*. **C.** *Spaniopsis* sp. **D.** *Symphoromyia* sp.



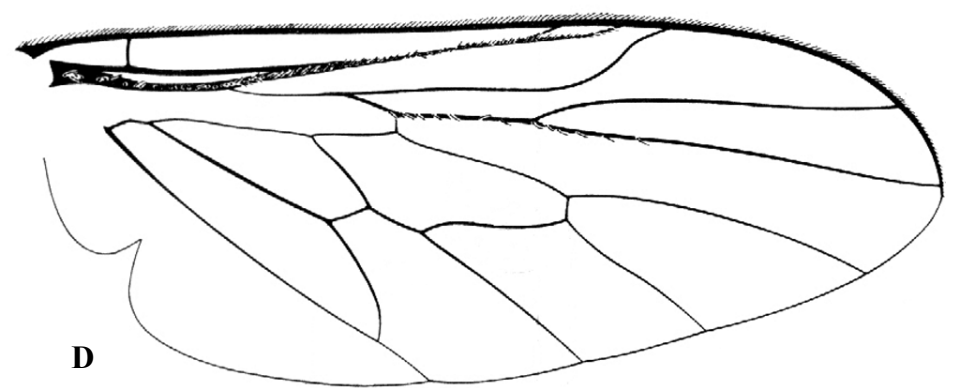
A



B



C



D

Figura 60. Asas de Rhagionidae e Austroleptidae. **A-C.** Rhagionidae. **A.** *Chrysopilus balbii*. **B.** *Pelecorhynchus* sp. **C.** *Spania* sp. (modificado de Nagatomi, 1982b). **D.** Austroleptidae. *Austroleptis* sp. (modificado de Stuckenberg, 2001)

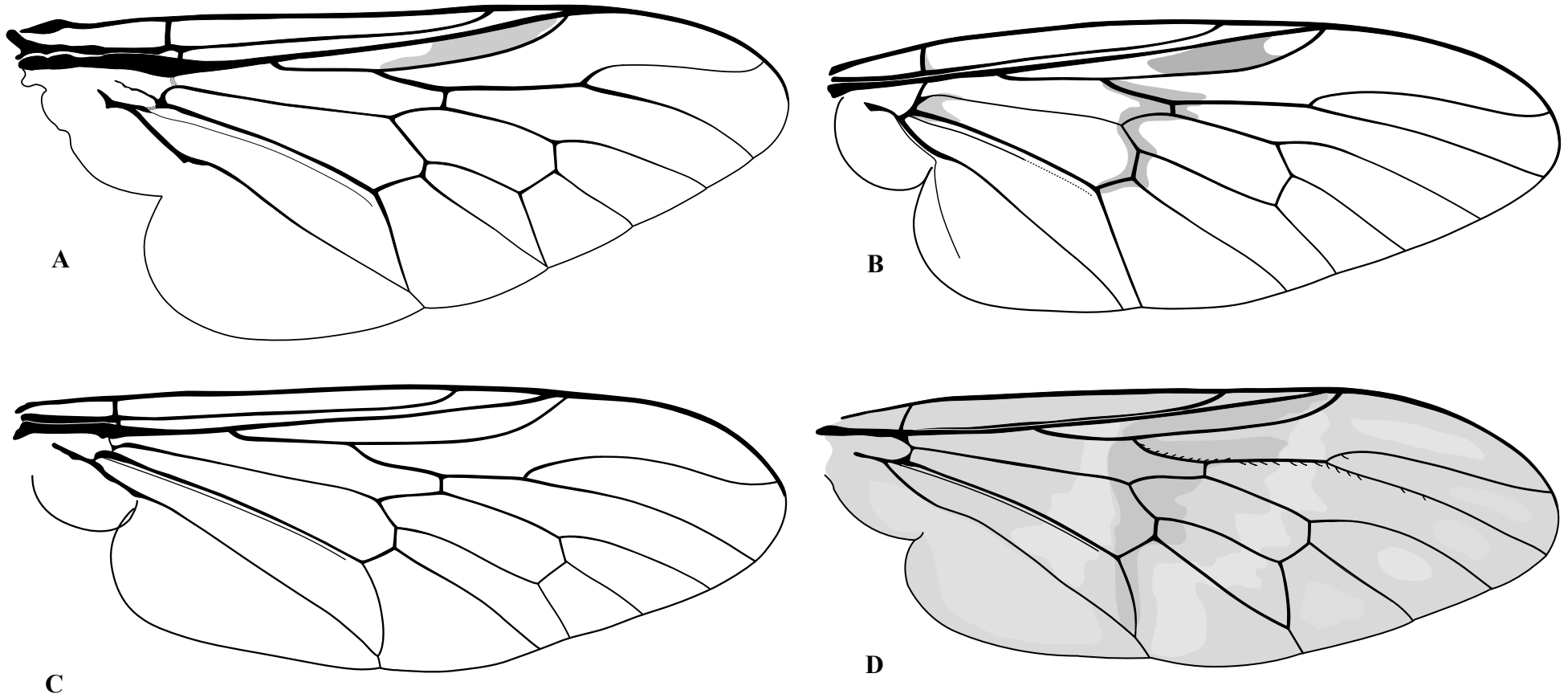
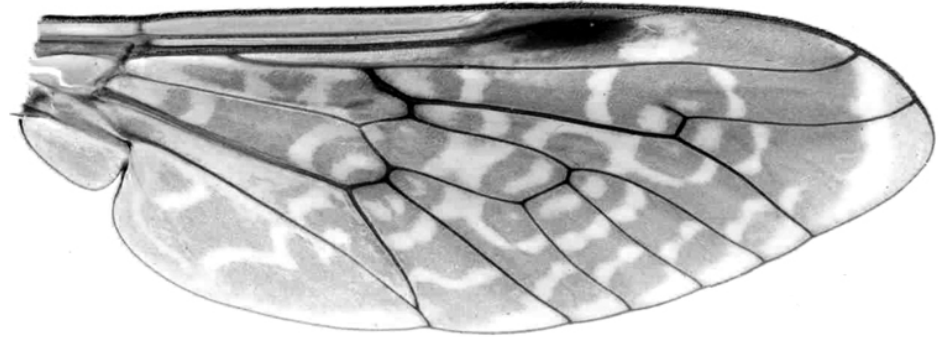


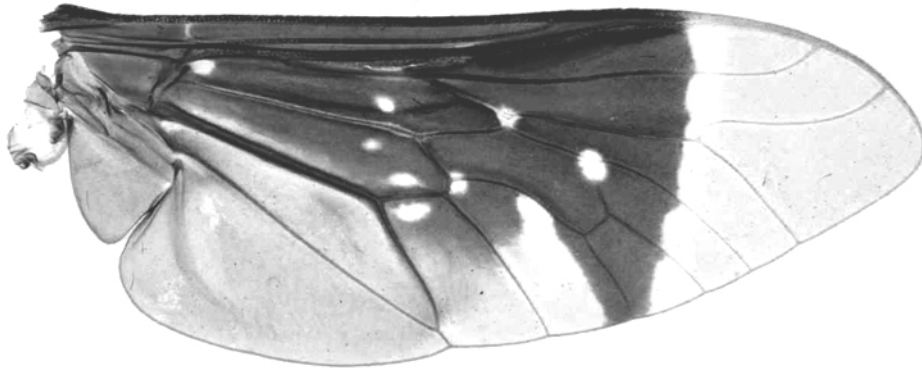
Figura 61. Asas de Athericidae. **A.** *Atherix variegata*. **B.** *Dasyomma* sp. **C.** *Suragina* sp. **D.** *Xeritha* sp.



A



B



C



D

Figura 62. Asas de Tabanidae. **A.** *Goniops* sp. **B.** *Haematopota* sp. **C.** *Lepiselaga* sp. **D.** *Leucotabanus* sp.

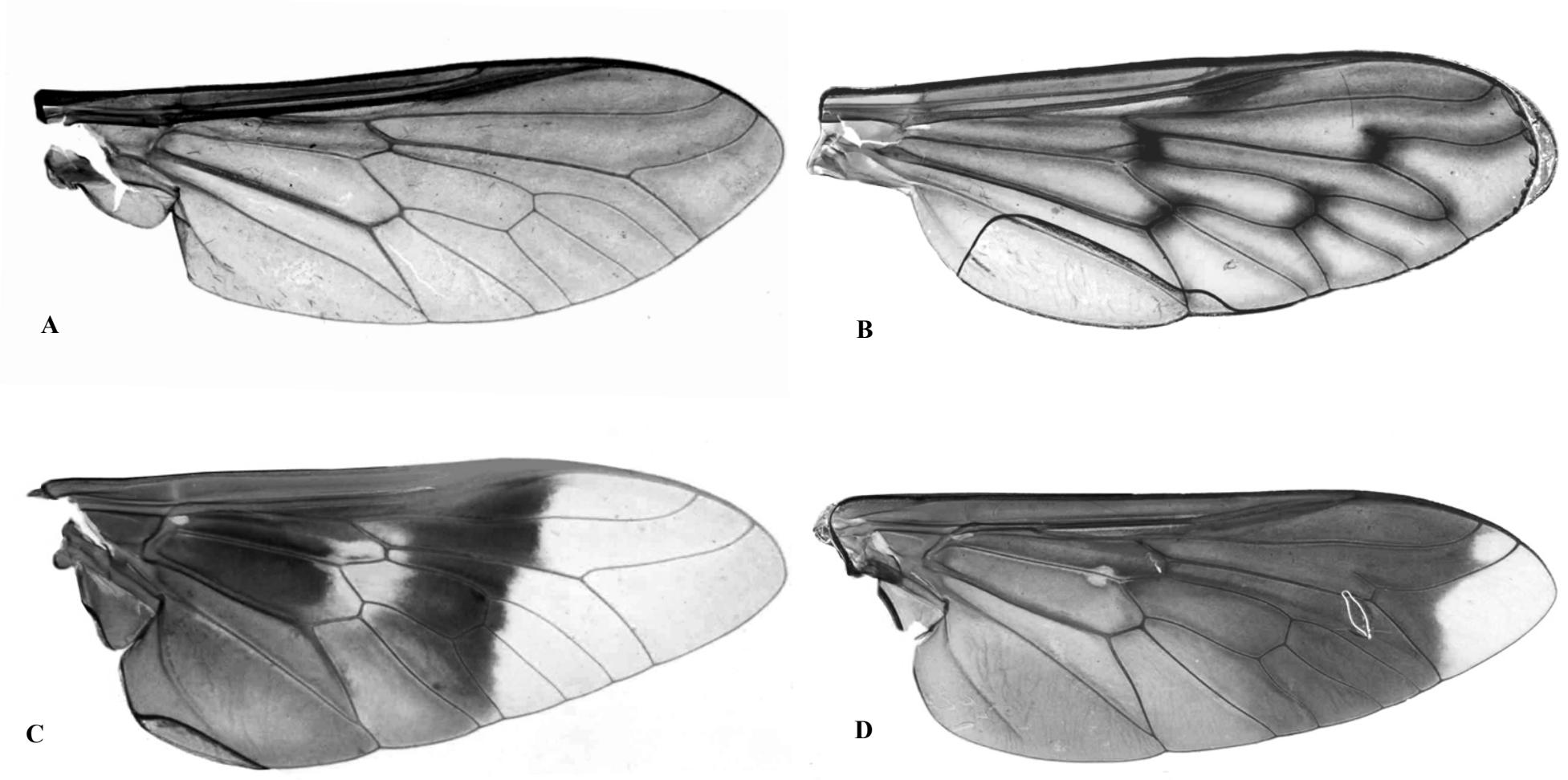


Figura 63. Asas de Tabanidae. **A.** *Mesomyia* sp. **B.** *Micteromyia* sp. **C.** *Pachischelomyia* sp. **D.** *Phaeotabanus* sp.

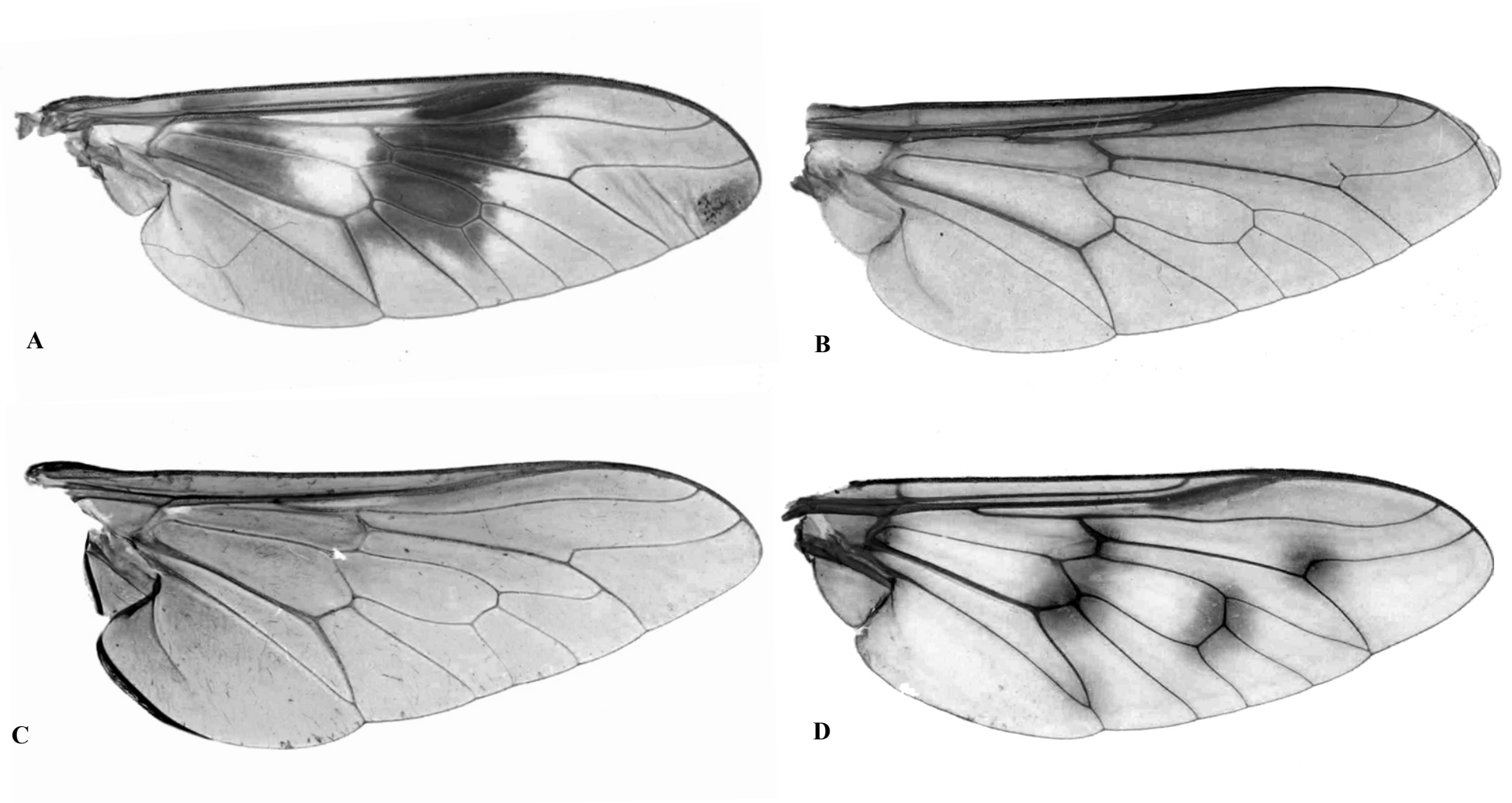
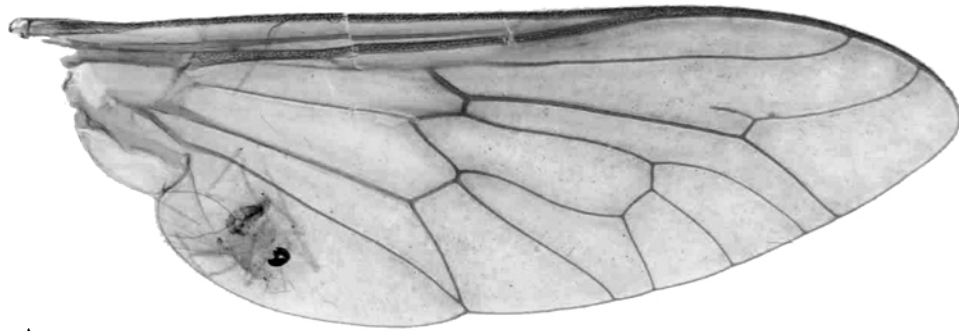


Figura 64. Asas de Tabanidae. **A.** *Phylipotabanus* sp. **B.** *Pilimas* sp. **C.** *Pityocera* sp. **D.** *Poeciloderas* sp.



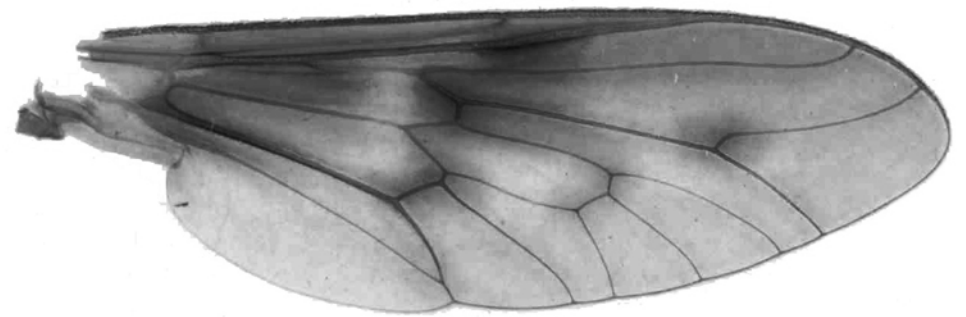
A



B

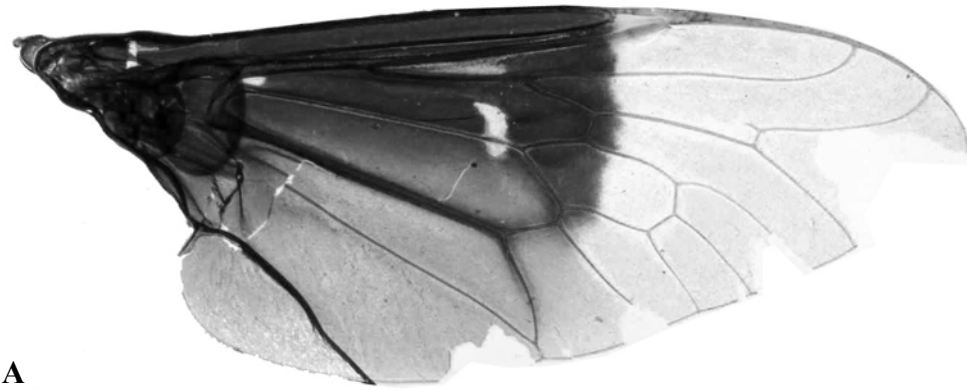


C

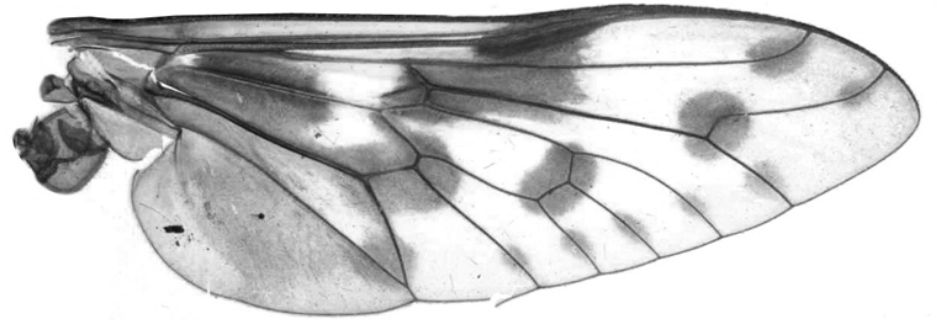


D

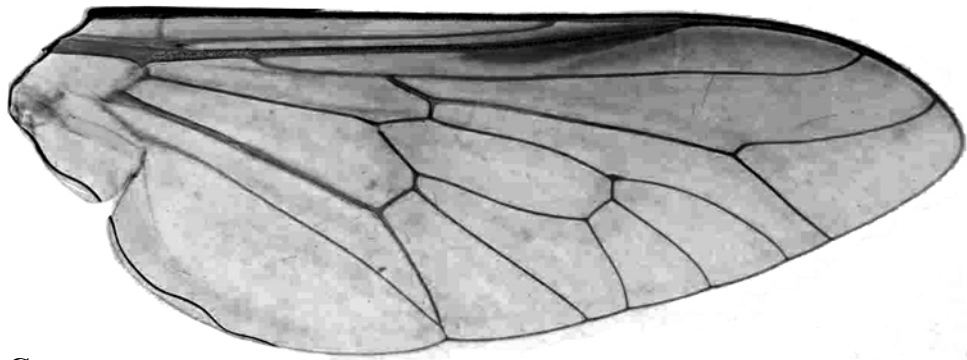
Figura 65. Asas de Tabanidae. **A.** *Protodasyapha* sp. **B.** *Protosilvius* sp. **C.** *Pseudacanthocera* sp. **D.** *Scaptia* sp.



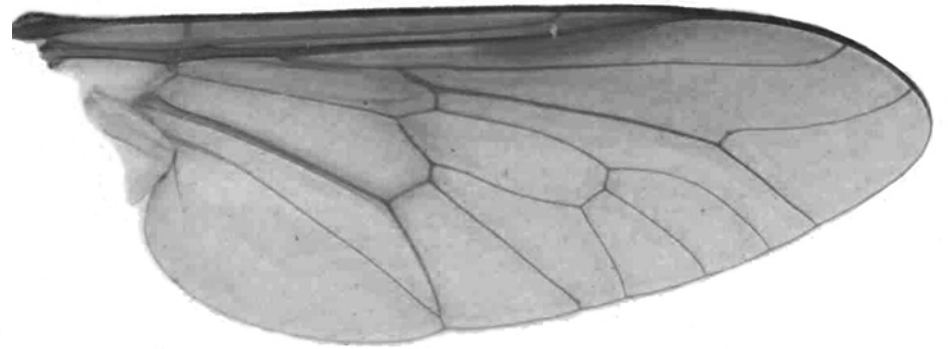
A



B



C



D

Figura 66. Asas de Tabanidae. **A.** *Selasoma* sp. **B.** *Spilotabanus* sp. **C.** *Stonemyia rasa*. **D.** *Stonemyia tranquilatus*.

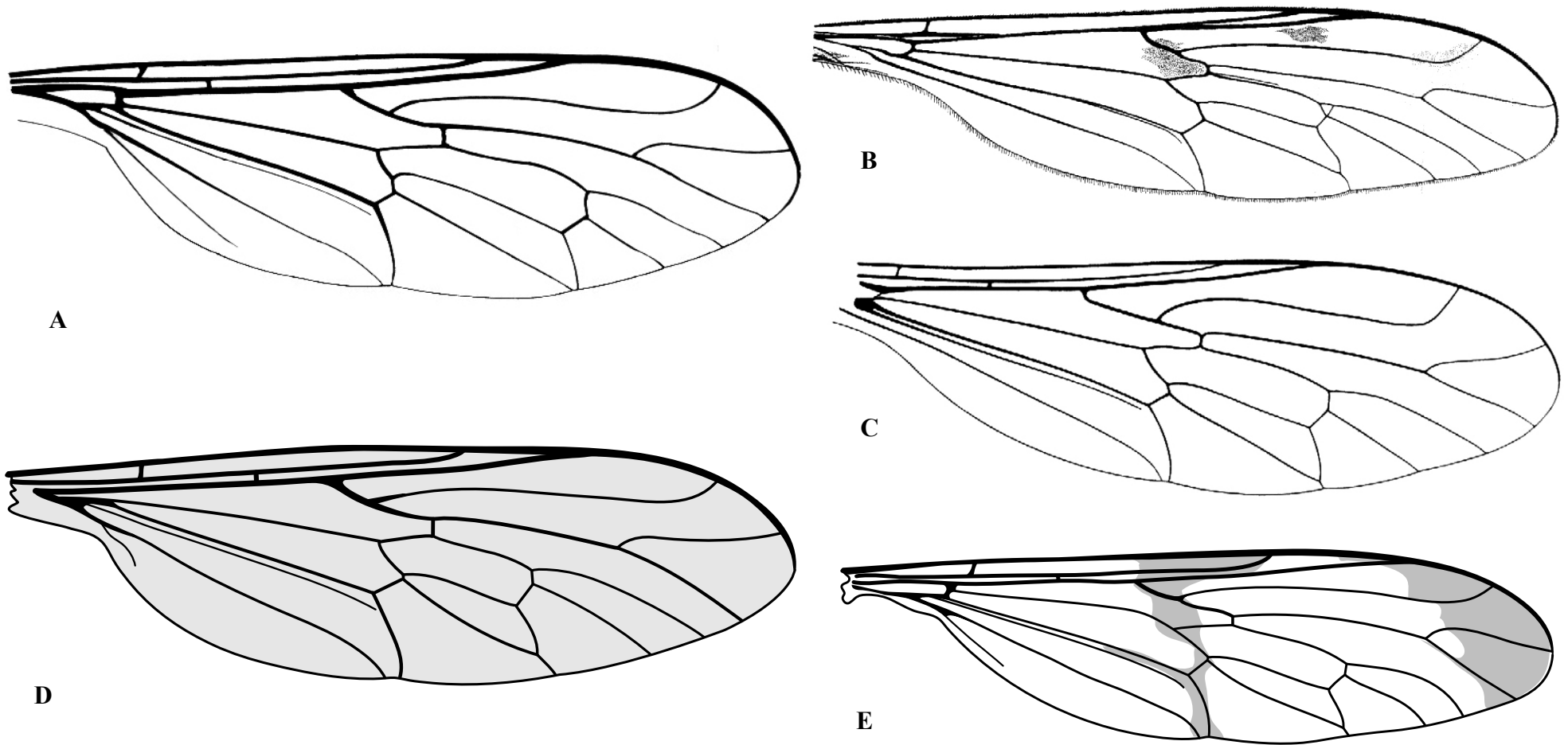
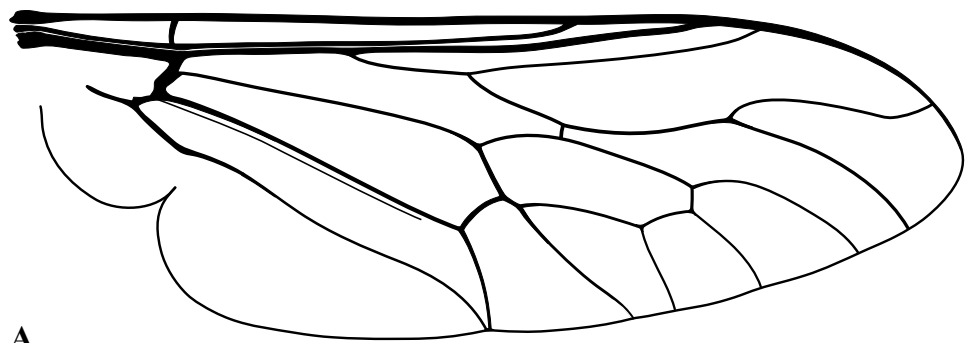
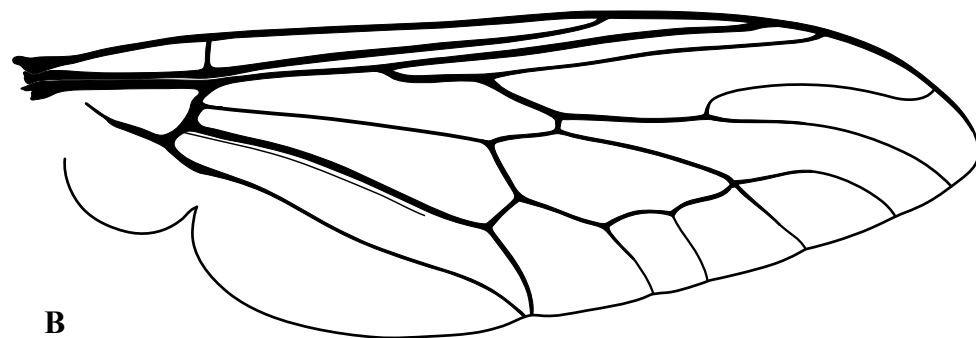


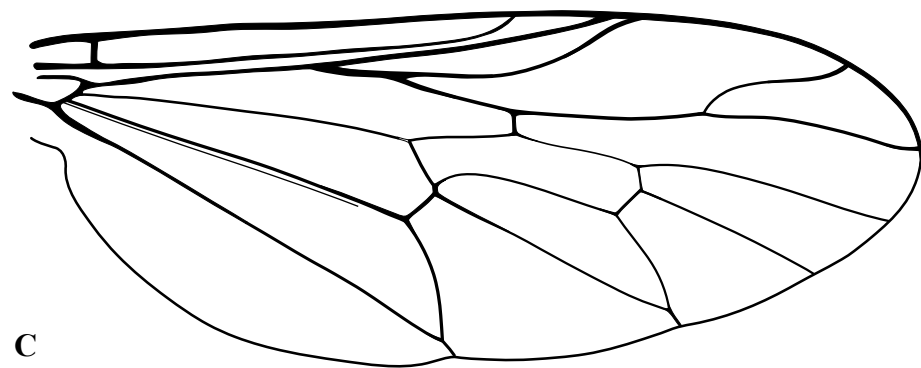
Figura 67. Asas de Vermileonomorpha (modificado de Stuckenberg, 1995, 2000b, 2002, 2003). **A.** *Isalomyia* sp. **B.** *Namaquamyia* sp. **C.** *Lampromyia* sp. **D.** *Vermipardus* sp. **E.** *Vermileo* sp.



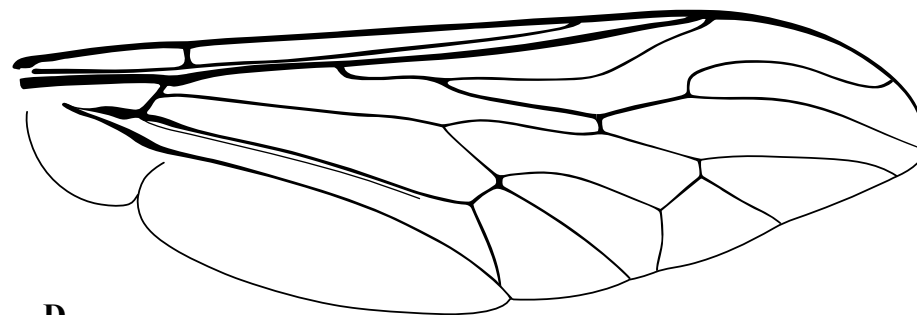
A



B



C



D

Figura 68. Asas de "Xylophagomorpha". **A-B.** Coenomyidae. **A.** *Arthropeas* sp. **B.** *Coenomyia* sp. **C.** Rachiceridae. *Rachicerus* sp. **D.** Heterostomidae. *Heterostomus* sp.

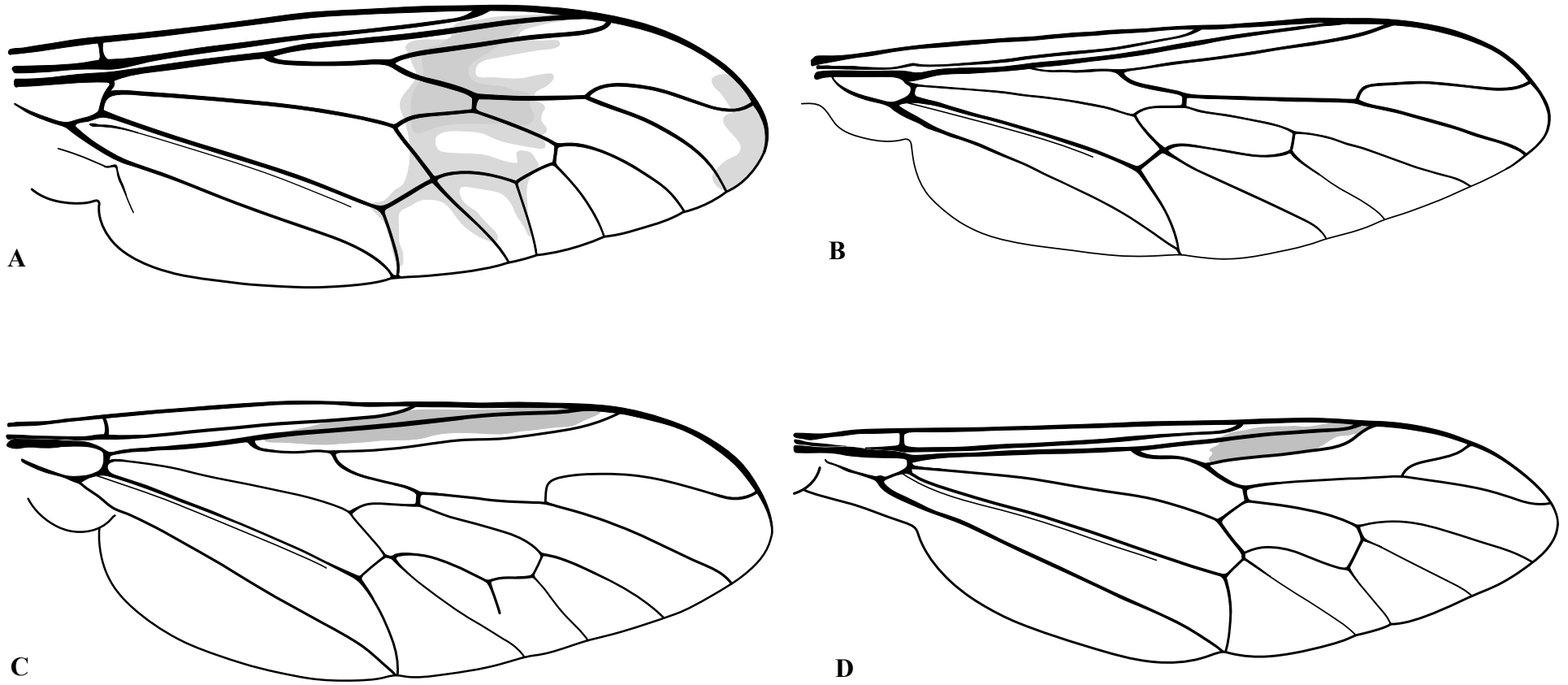


Figura 69. Asas de "Xylophagomorpha". **A-C.** Coenomyidae. **A.** *Anacanthaspis* sp. **B.** *Dialysis elongata*. **C.** *Dialysis rufithorax*. **D.** Xylophagidae. *Xylophagus* sp.

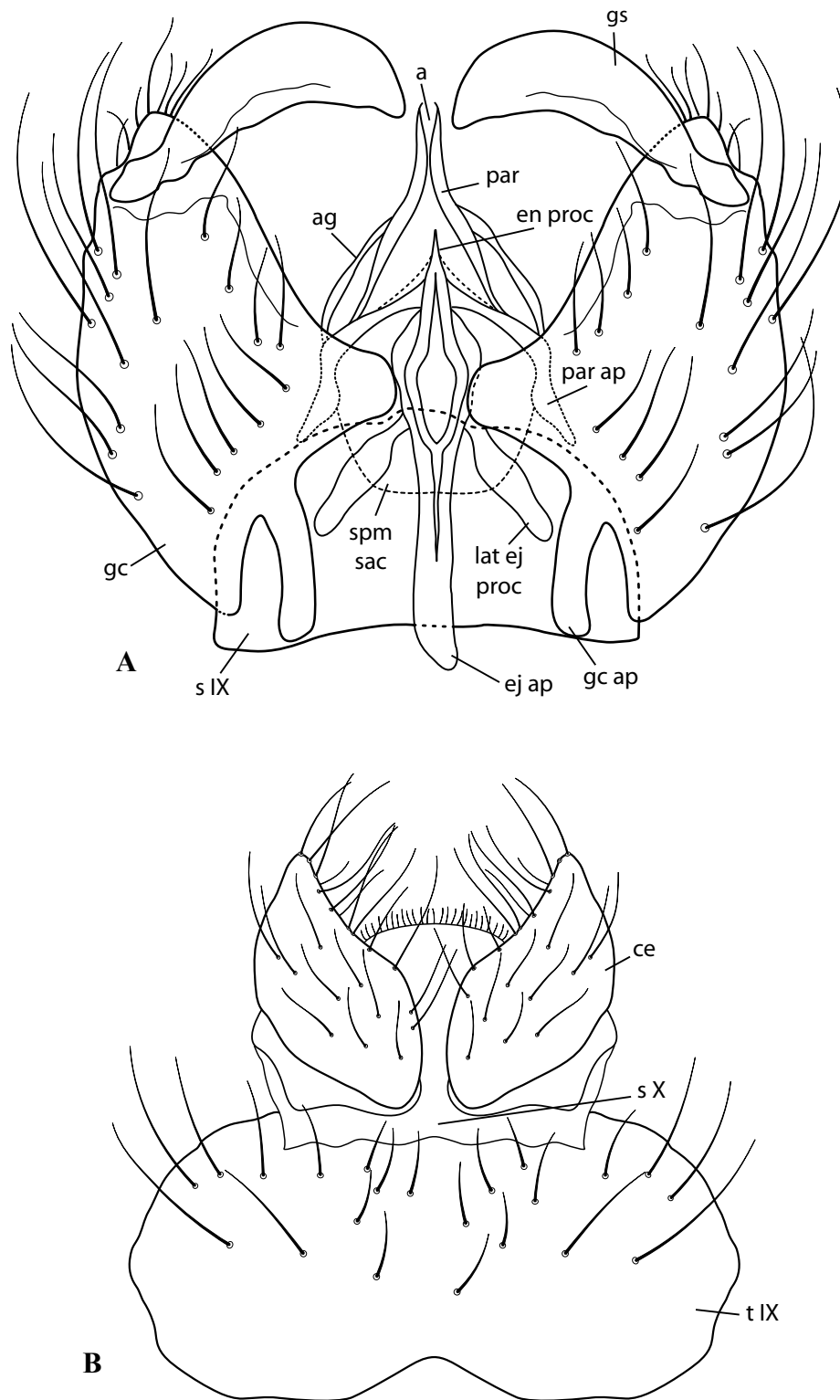


Figura 70. Terminália masculina de Rhagionidae, *Atherimorpha lamasi*. **A.** Hipopígio, vista dorsal. **B.** Epândrio, vista dorsal. Abreviações seguem Santos (2005a): a, eedeago; ag, guia eedeagal = placa ventral; ce, cerco; ej ap, apódema ejaculatório; en proc, processo endoedeagal; gc ap, apódema gonocoxal; gc, gonocoxito; gs, gonóstilo; lat ej proc, processo ejaculatório lateral; par ap, apódema parameral; par, parâmero; s, esternito; spm sac, saco espermático; t, tergito.

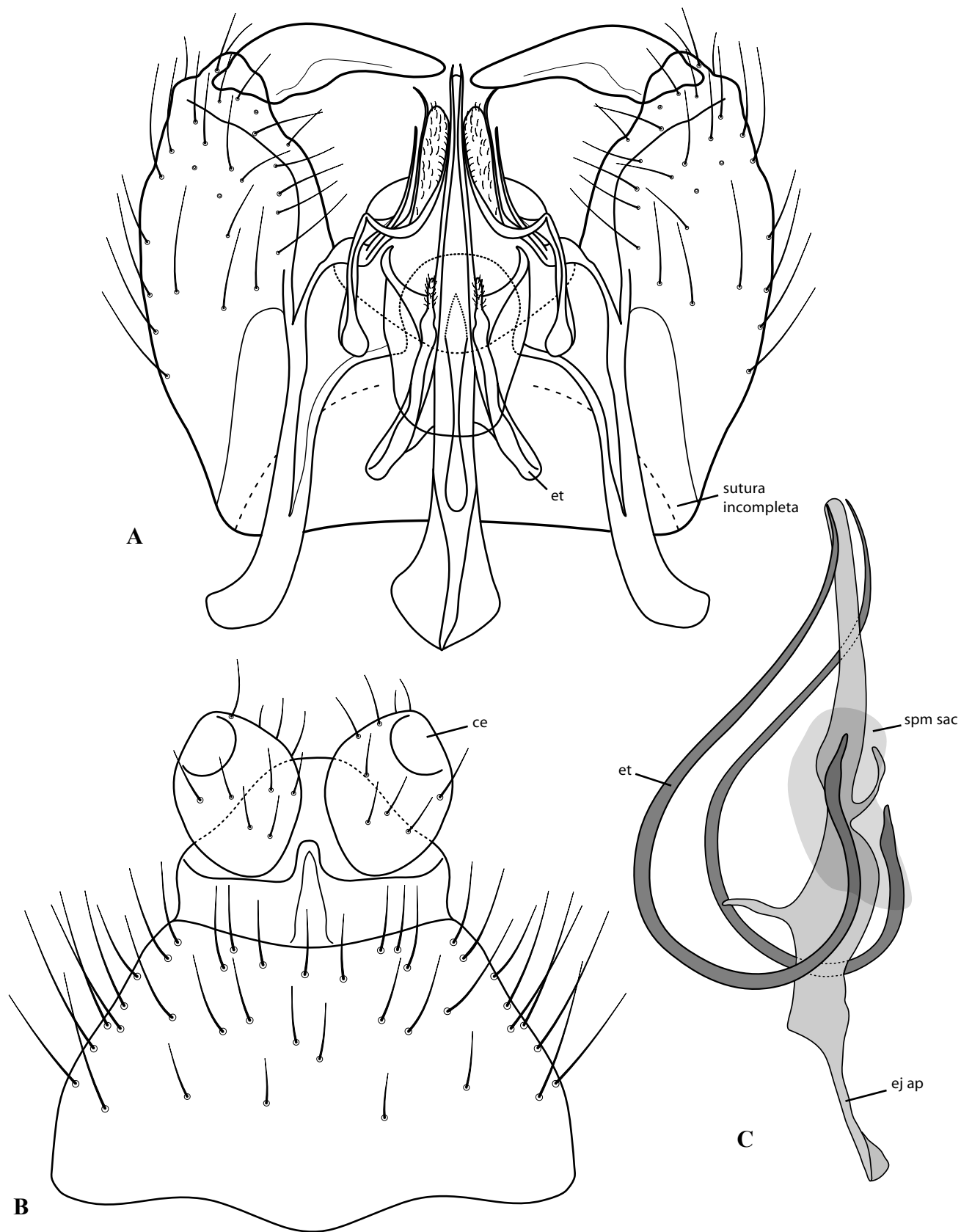
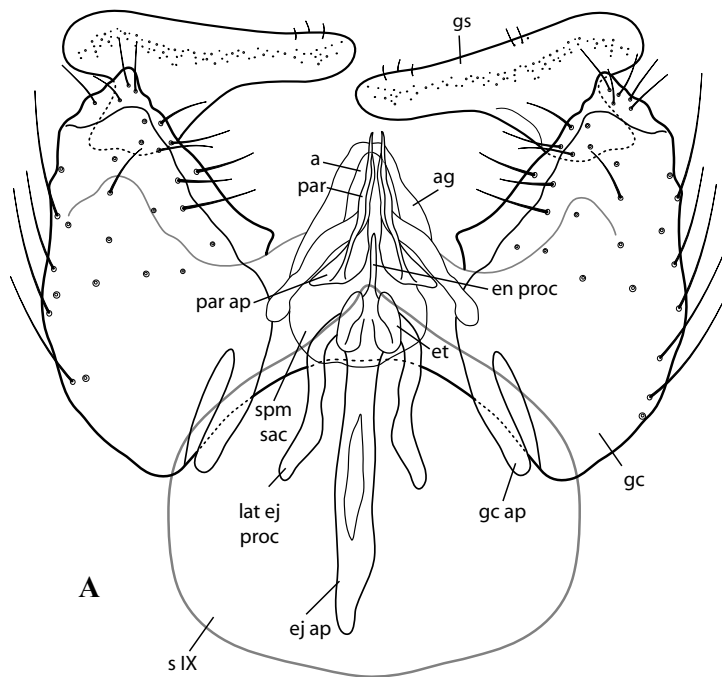
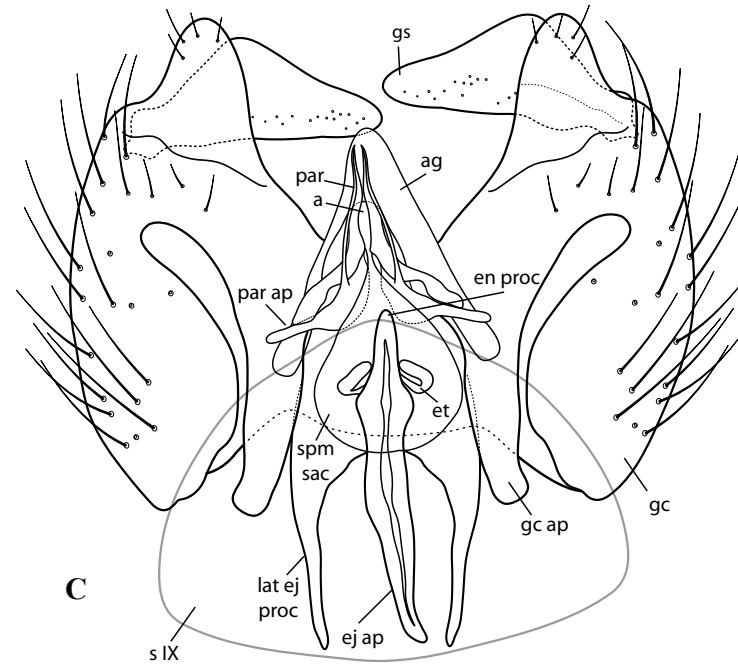


Figura 71. Terminália masculina de Rhagionidae, *Bolbomyia* sp. **A.** Hipopígio, vista dorsal. **B.** Epândrio, vista dorsal. **C.** Detalhe do aparelho ejaculatório, enfatizando as extensões endofálicas (*endophalittes*). Abreviações como na figura 70: et, extensão endofálica.



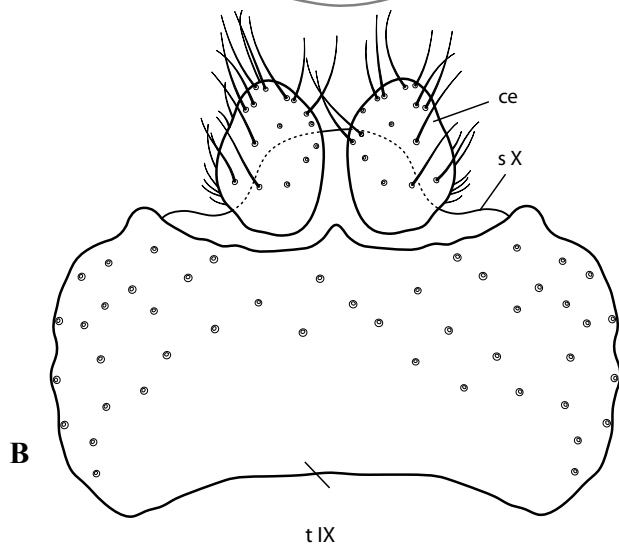
A

s IX



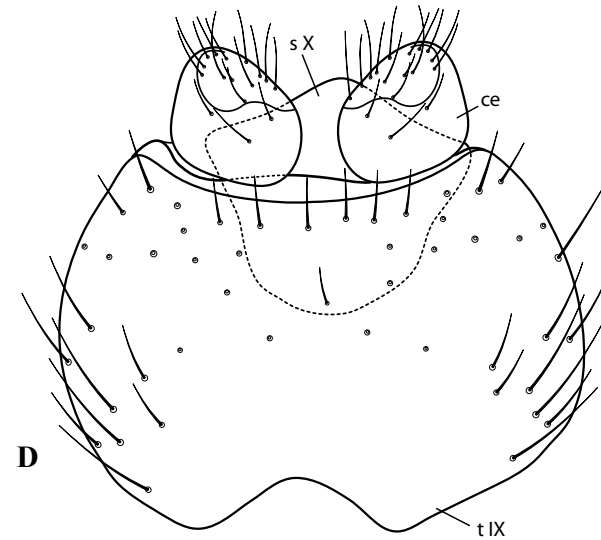
C

s IX



B

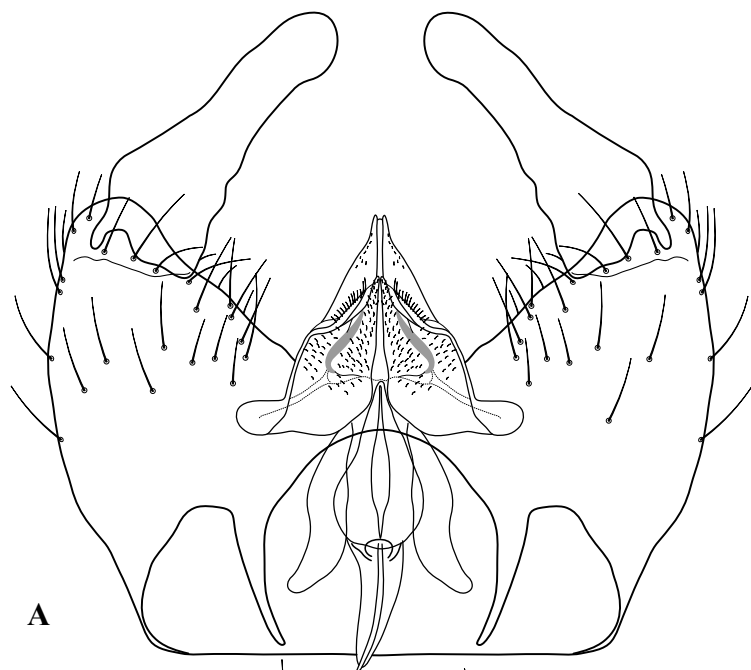
t IX



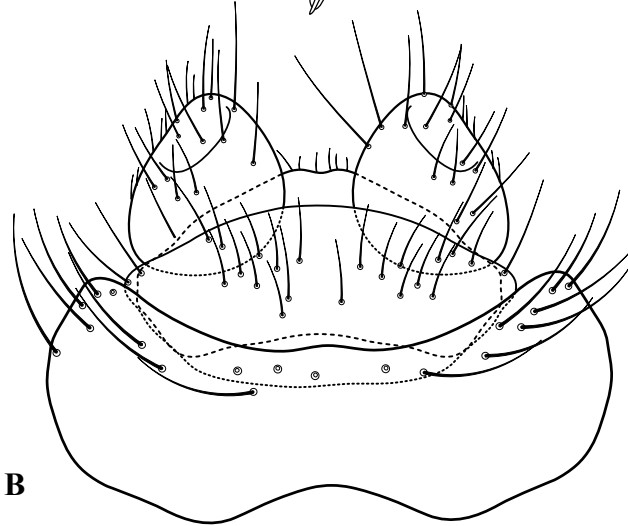
D

t IX

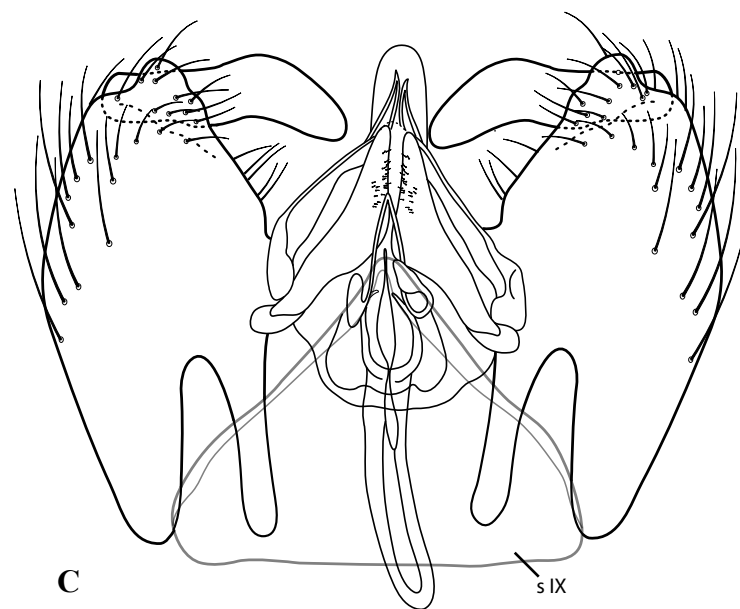
Figura 72. Terminália masculina de Rhagionidae, *Neorhagio*. **A-B.** *Neorhagio caligatus*. **A.** Hipopígio, vista dorsal. **B.** Epândrio, vista dorsal. **C-D.** *Neorhagio nagatomii*. **C.** Hipopígio, vista dorsal. **D.** Epândrio, vista dorsal. Abreviações como nas figuras 70 e 71.



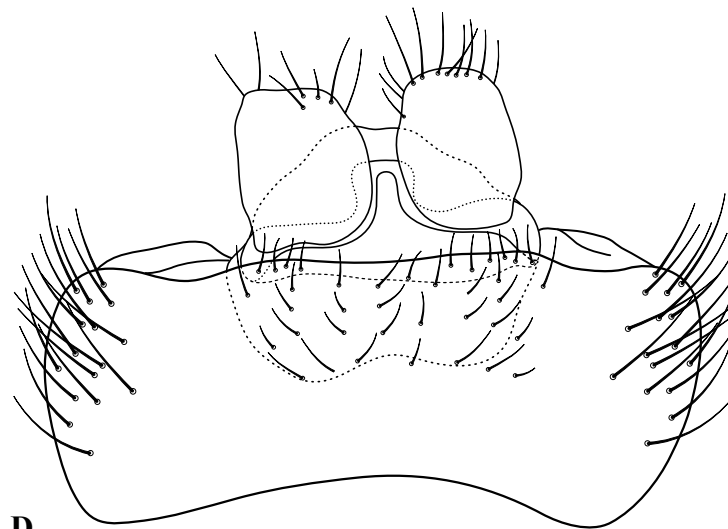
A



B

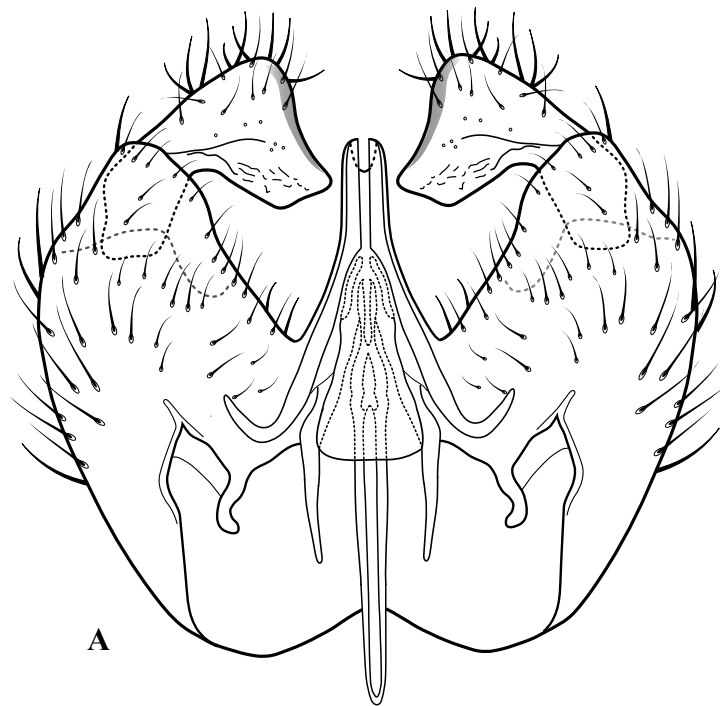


C

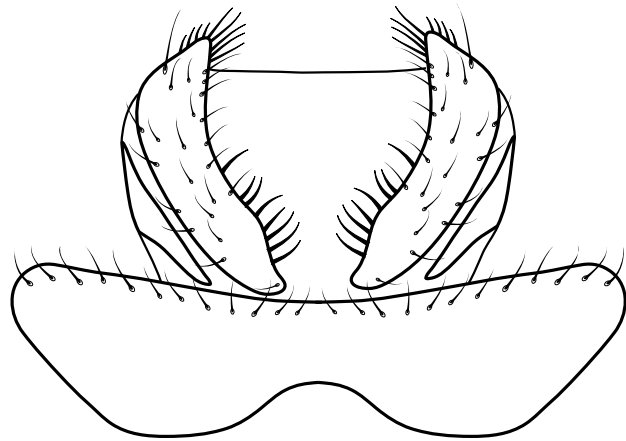


D

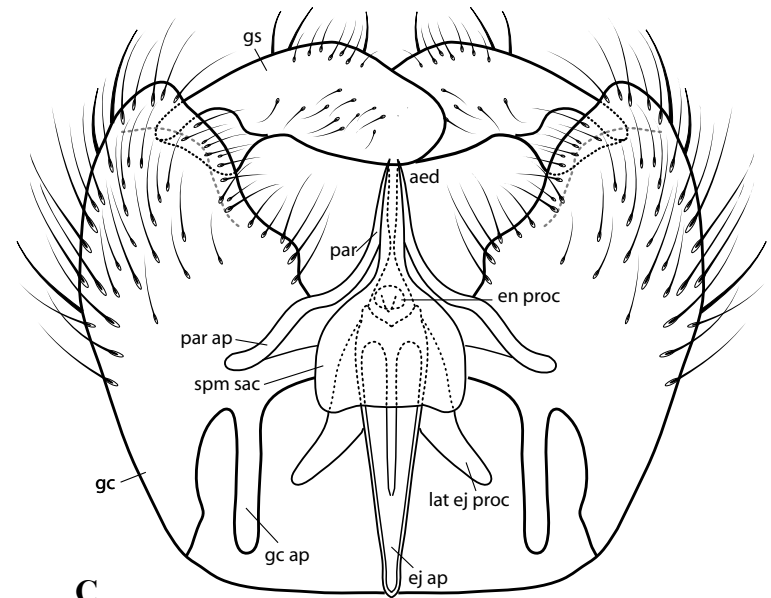
Figura 73. Terminália masculina de Rhagionidae. **A-B.** *Ptiolina* sp. **A.** Hipopígio, vista dorsal. **B.** Epândrio, vista dorsal. **C-D.** *Rhagio mystaceus*. **C.** Hipopígio, vista dorsal. **D.** Epândrio, vista dorsal. Abreviação: s, esternito.



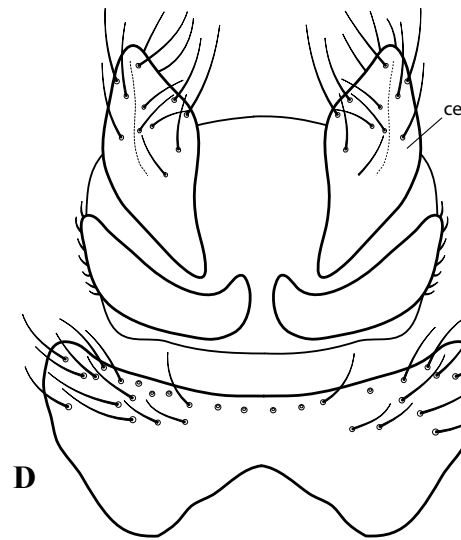
A



B



C



D

Figura 74. Terminália masculina de Rhagionidae, *Chrysopilus*. **A-B.** *Chrysopilus fascipennis*. **A.** Hipopígio, vista dorsal. **B.** Epândrio, vista dorsal. **C-D.** *Chrysopilus balbii*. **C.** Hipopígio, vista dorsal. **D.** Epândrio, vista dorsal. Abreviações seguem figura 70 e 71.

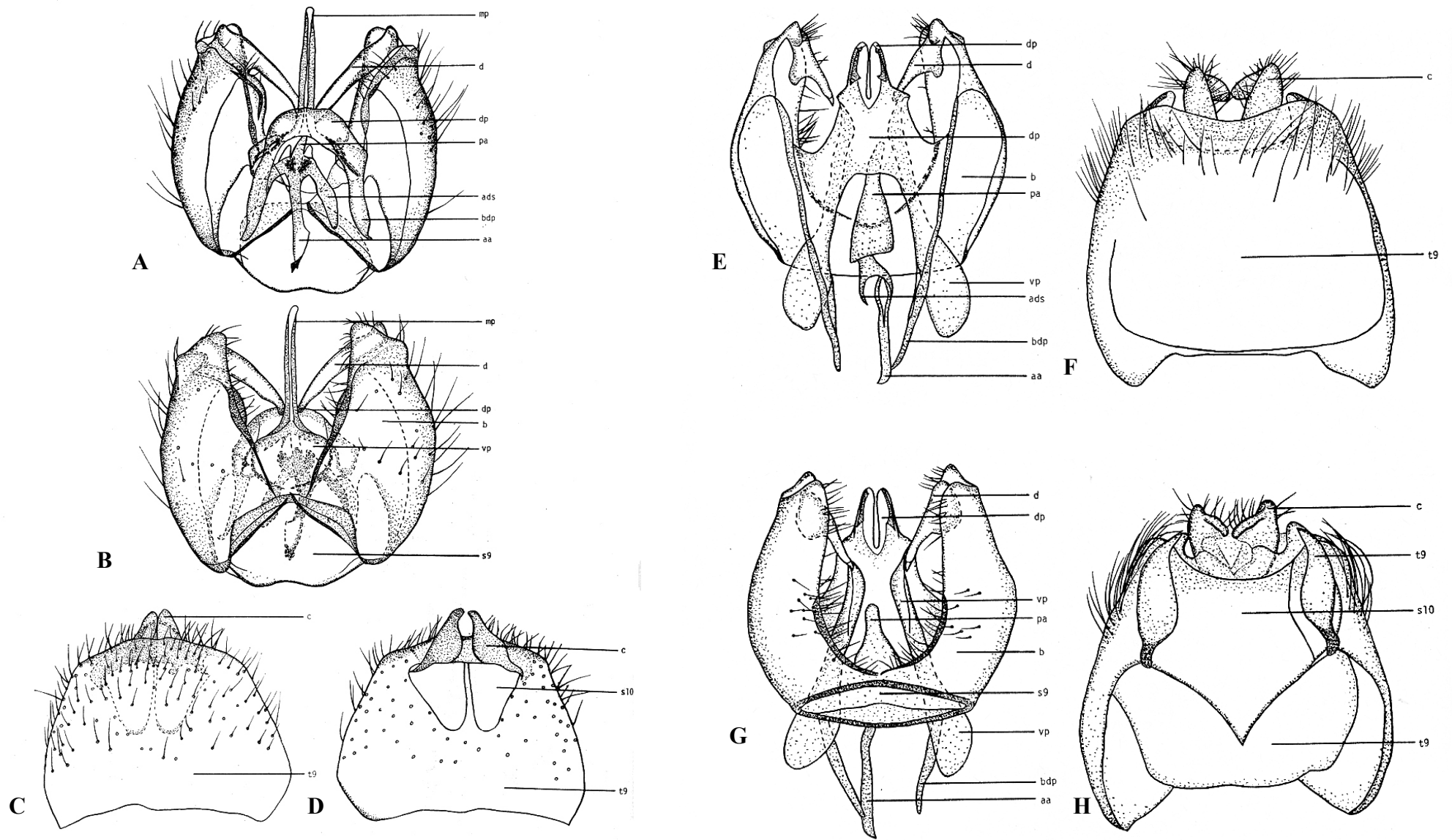


Figura 75. Terminália masculina de Rhagionidae. **A-D.** *Arthroteles* sp. **A, C.** Vista dorsal. **B, D.** Vista ventral. **E-H.** *Pelecorhynchus* sp. **E, F.** Vista dorsal. **G, H.** Vista ventral. Modificado de Nagatomi (1984). Abreviações: a, edeago; aa, apódema edeagal; adp ou ads, placa dorso-anterior do edeago; at, extensão endofálica; b, gonocoxito; bdp, apódema gonocoxal; c, cerco; d, gonóstilo; db, ponte dorsal; dp, parâmetro; i, interbase; m, placa medial; pa, parte posterior do edeago; pdp, projeção antero-lateral da placa dorsal; pvl, projeção antero-lateral do lobo ventral; pvp, projeção antero-lateral da placa ventral; s, esternito; t, "trompeta"; t, tergito; vl, lobo ventral; vp, placa ventral.

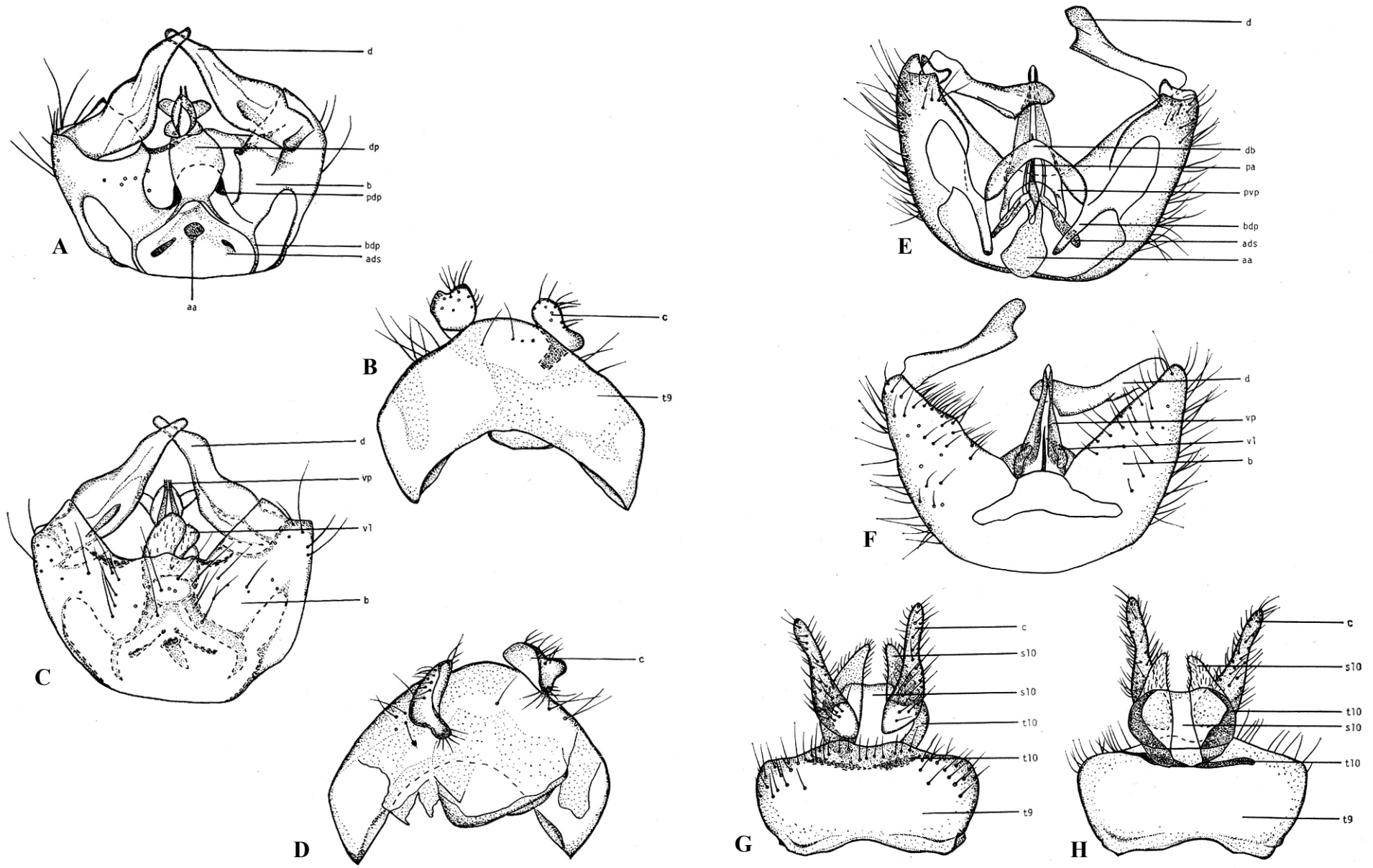


Figura 76. Terminália masculina de Rhagionidae. A-D. *Spaniopsis* sp. A, B. Vista dorsal. C, D. Vista ventral. E-H. *Symphoromyia* sp. E, G. Vista dorsal. F, H. Vista ventral. Modificado de Nagatomi (1984). Abreviações seguem a figura 75.

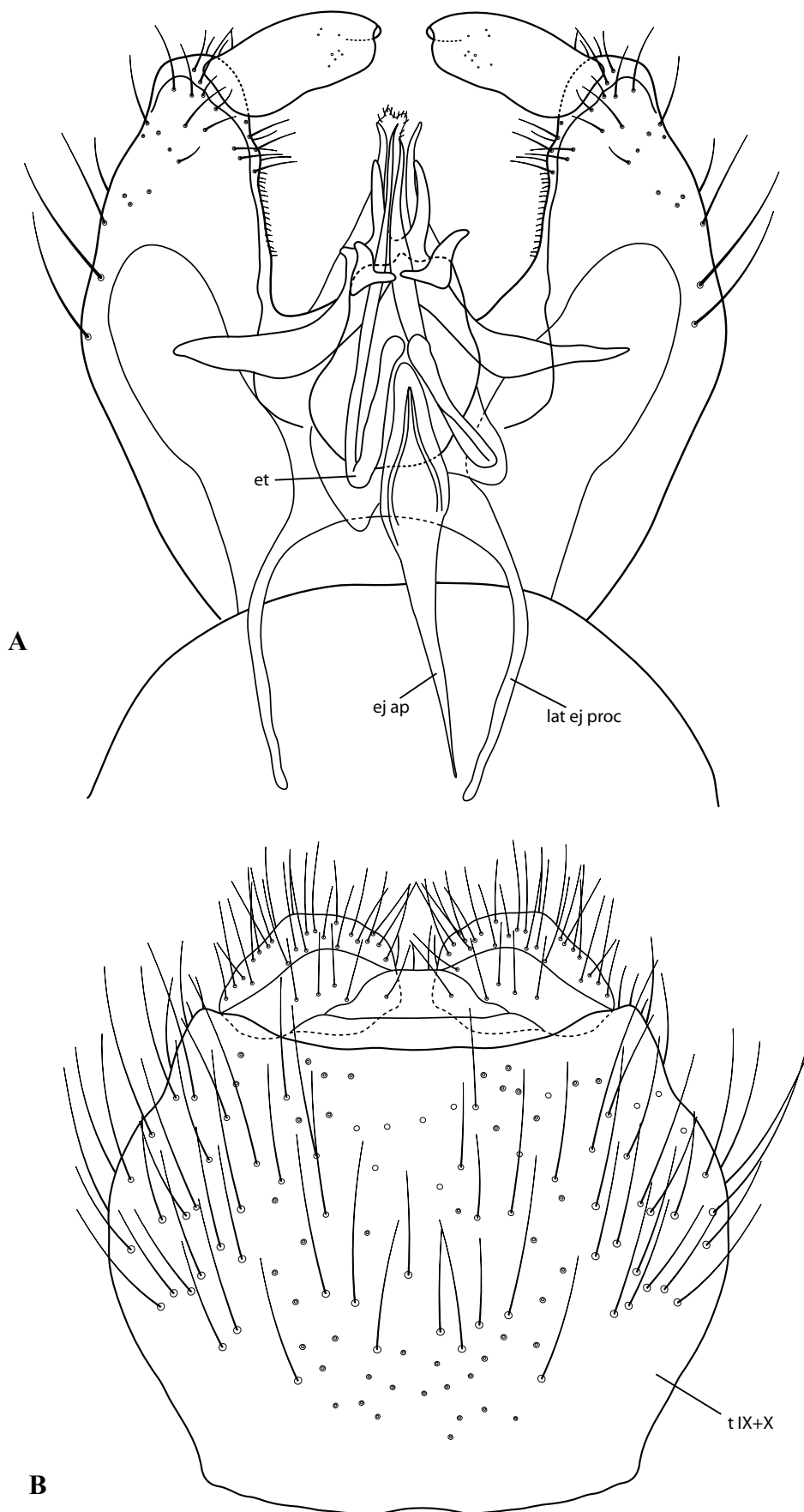


Figura 77. Terminália masculina de Athericidae, *Atherix variegata*. **A, B.** Vista dorsal. Abreviações seguem Figura 70.

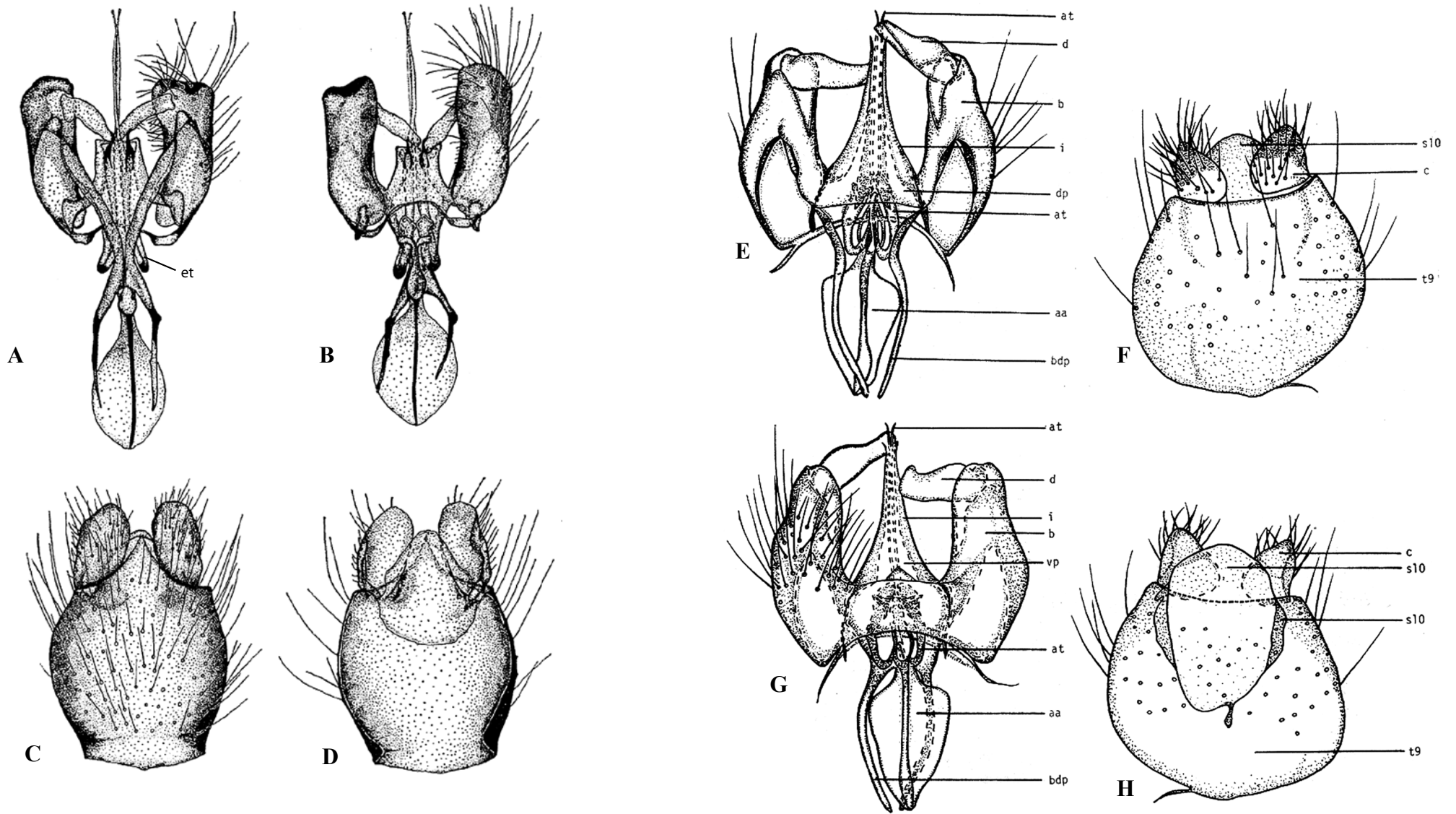


Figura 78. Terminália masculina de Athericidae. **A-D.** *Atrichops fontinalis*. **A, C.** Vista dorsal. **B, D.** Vista ventral. **E-H.** *Dasyomma* sp. **E, F.** Vista dorsal. **G, H.** Vista ventral. Modificado de Nagatomi (1984). Abreviações seguem a figura 75.

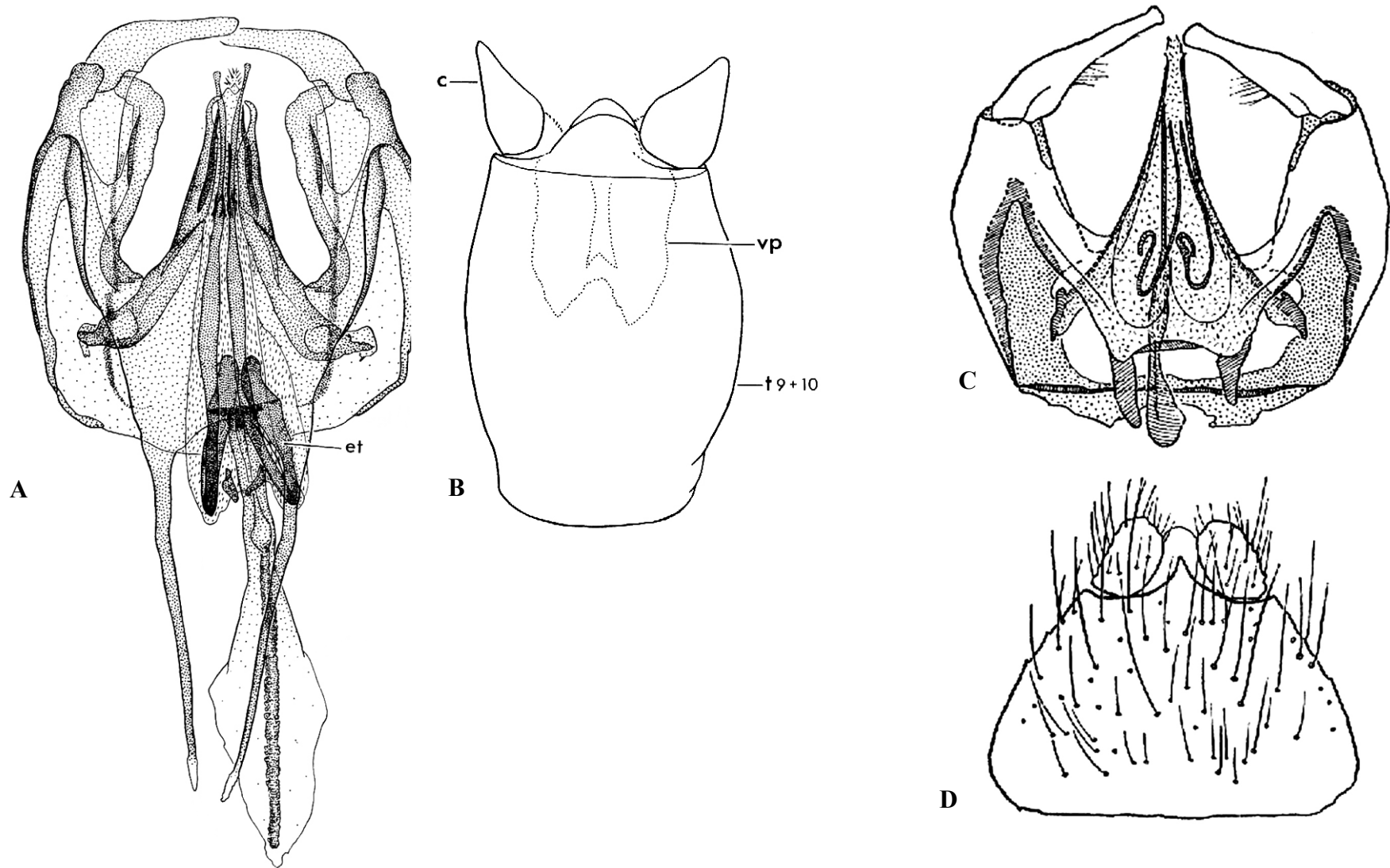


Figura 79. Terminália masculina de Athericidae. **A, B.** *Suragina monograma*, vista dorsal. **C, D.** *Xeritha* sp., vista dorsal. Modificado de Stuckenberg (1973).
 Abreviações: c, cerco; et, extensão endofálica; t, tergito; vp: placa ventral.

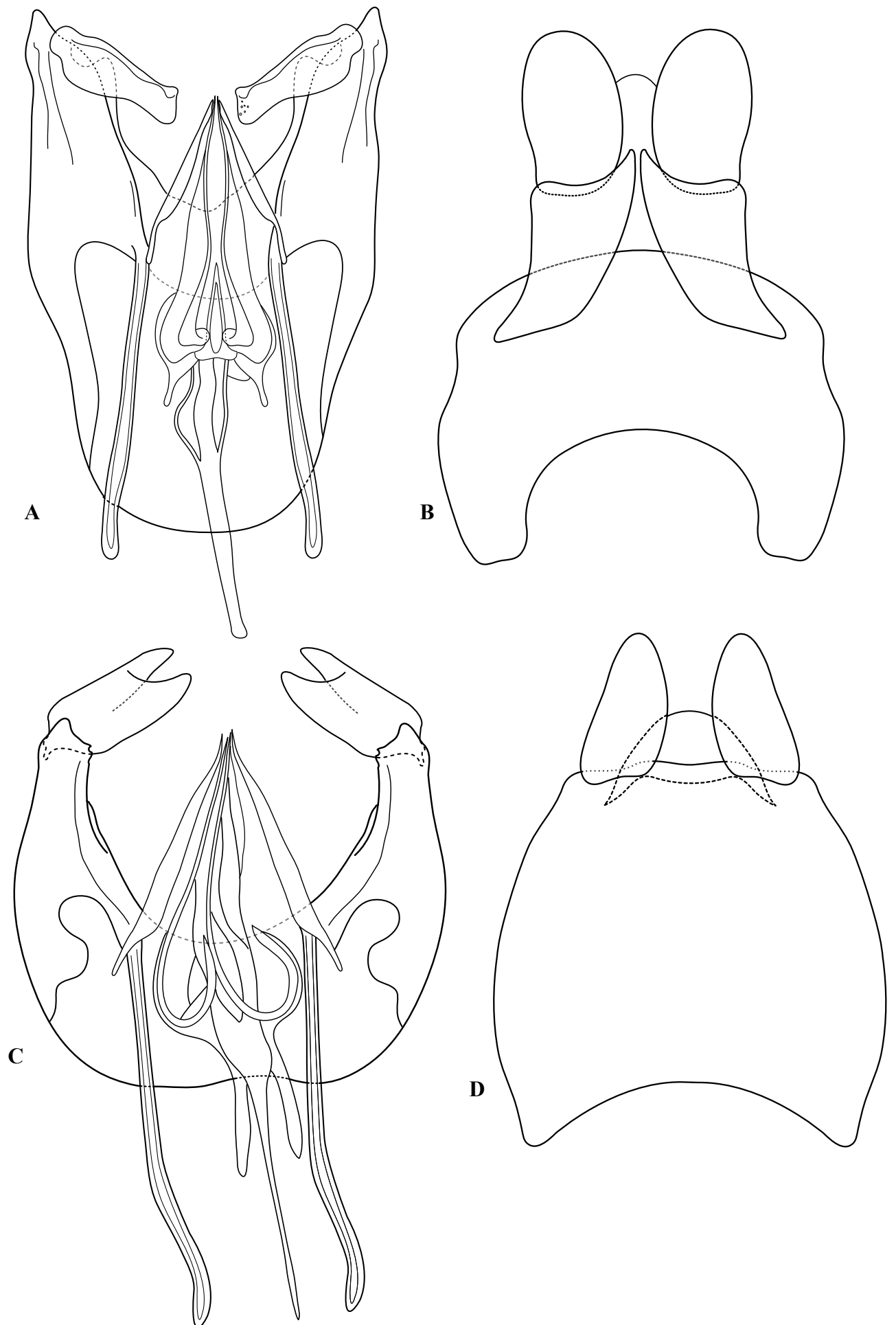


Figura 80. Terminália masculina de Tabanidae. **A, B.** *Poeciloderas* sp., vista dorsal. **B, C.** *Protodasyapha* sp., vista dorsal.

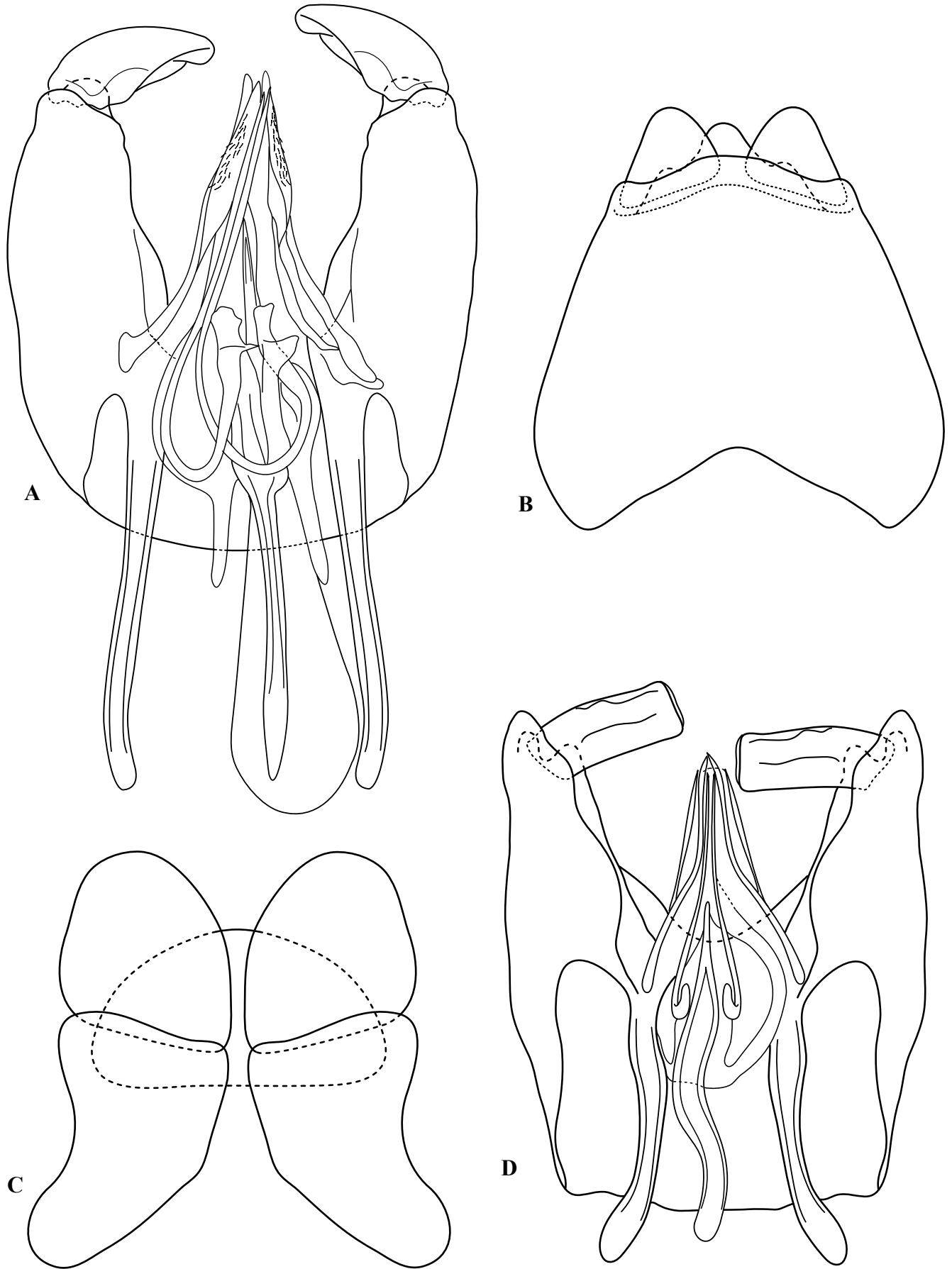


Figura 81. Terminália masculina de Tabanidae. **A, B.** *Goniops* sp., vista dorsal. **C, D.** *Haematopota* sp., vista dorsal.

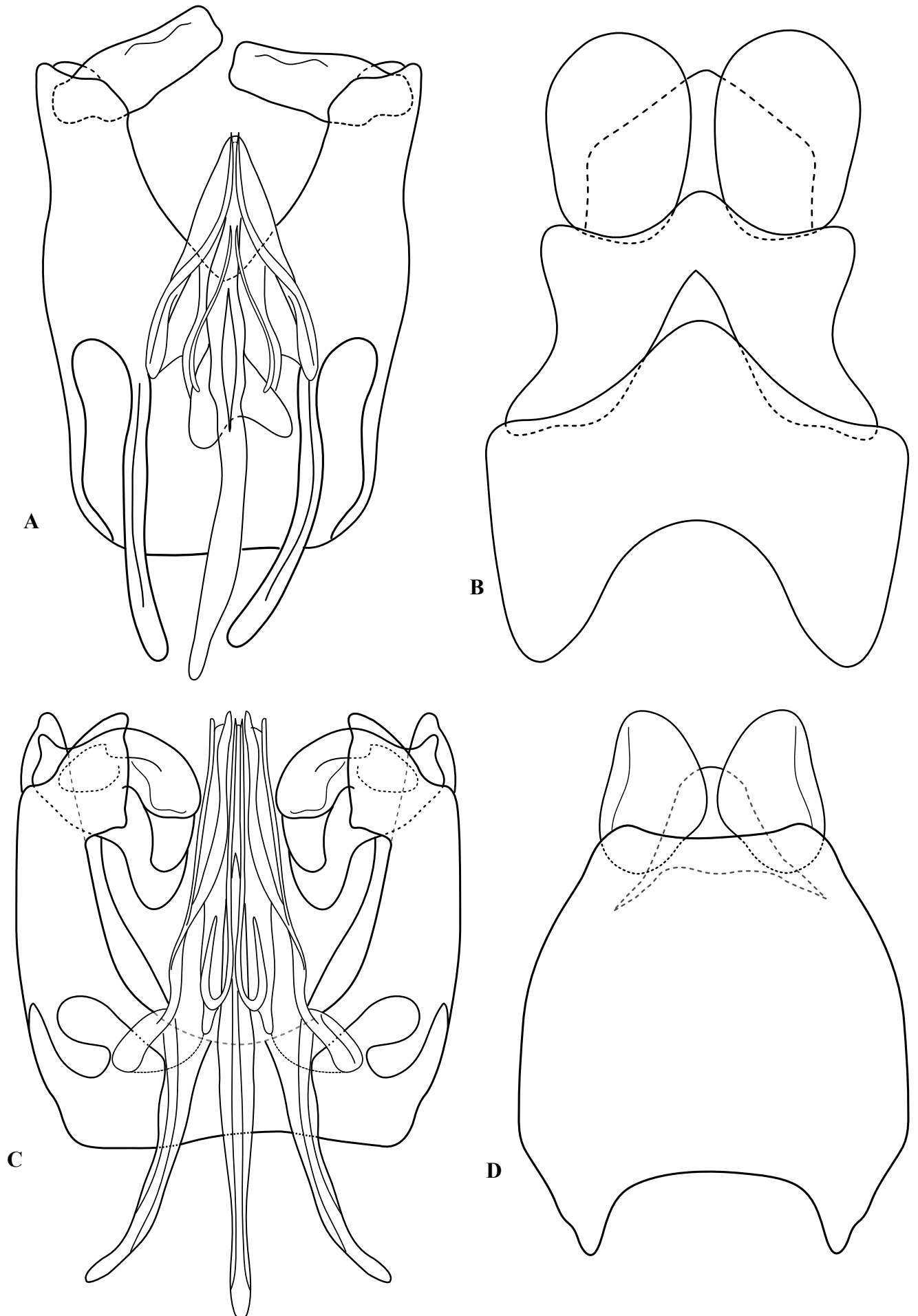


Figura 82. Terminália masculina de Tabanidae. **A, B.** *Stenotabanus cinereus*, vista dorsal. **C, D.** *Protosilvius* sp., vista dorsal.

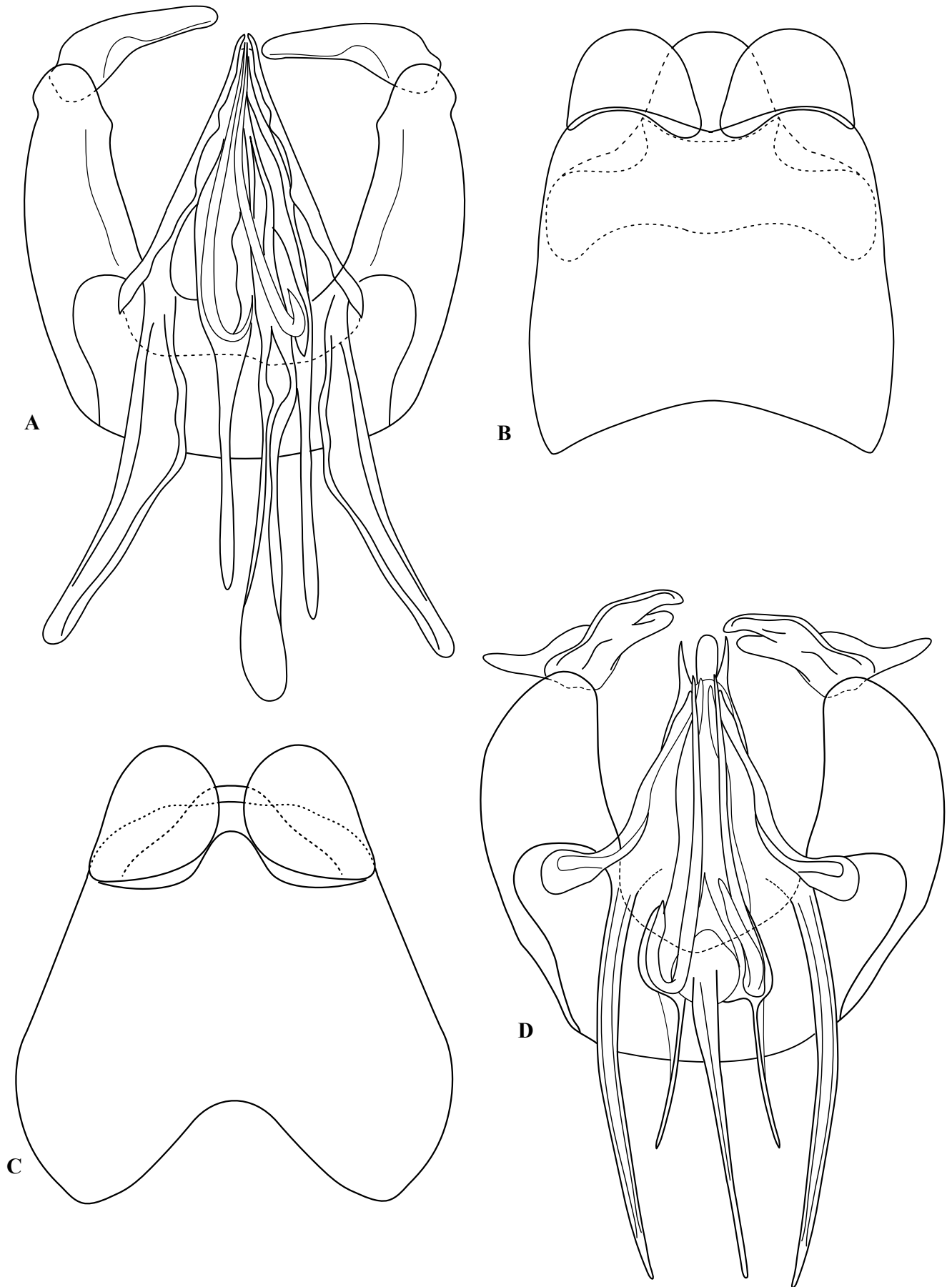


Figura 83. Terminália masculina de Tabanidae. **A, B.** *Scione* sp., vista dorsal. **C, D.** *Stonemyia tranquilatus*, vista dorsal.

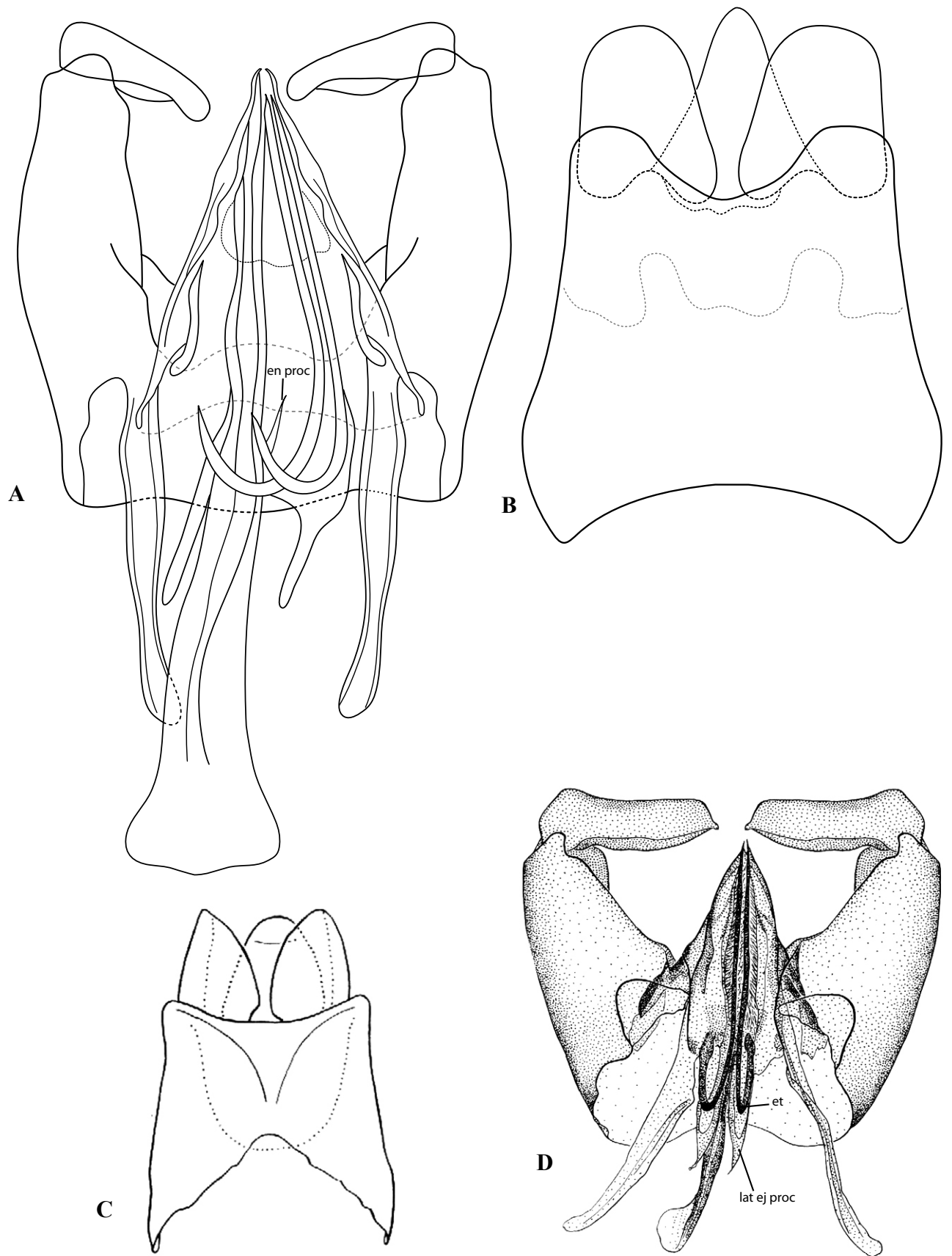


Figura 84. Terminália masculina de Tabanidae. **A, B.** *Scaptia* sp., vista dorsal. **C, D.** *Philoliche* sp., vista dorsal (modificado de Stuckenberg, 1973). Abreviações seguem Figura 70.

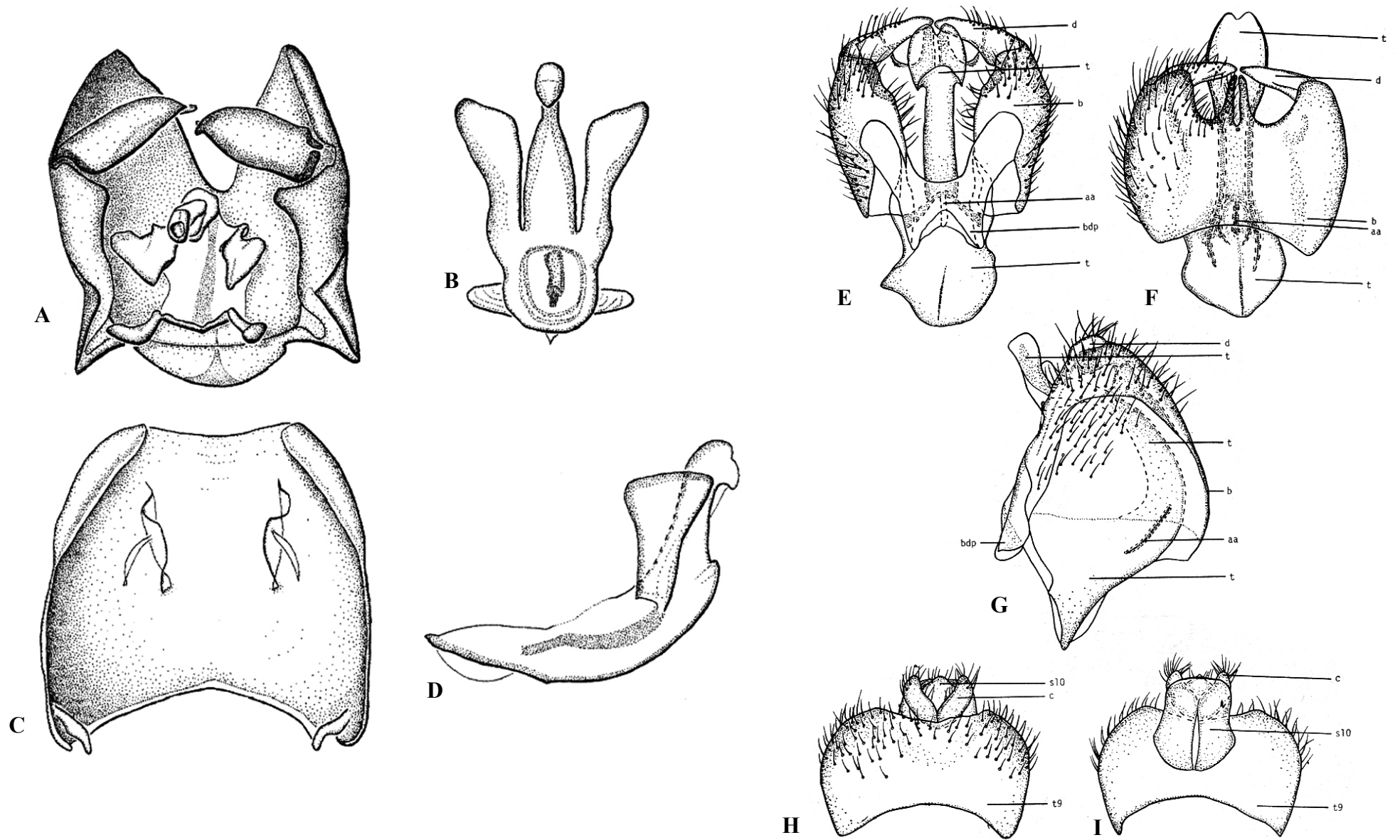


Figura 85. Terminália masculina de Vermileonomorpha. **A-D.** *Isalomyia* sp. (modificado de Stuckenberg, 2003). **A.** Hipopígio, vista dorsal. **B.** Edeago, vista posterior. **C.** Epândrio, vista dorsal. **D.** Edeago, vista lateral. **E-I.** *Lampromyia* sp. (modificado de Nagatomi, 1984). **E, H.** Vista dorsal. **F, I.** Vista ventral. **G.** Vista lateral. As abreviações seguem a figura 75.

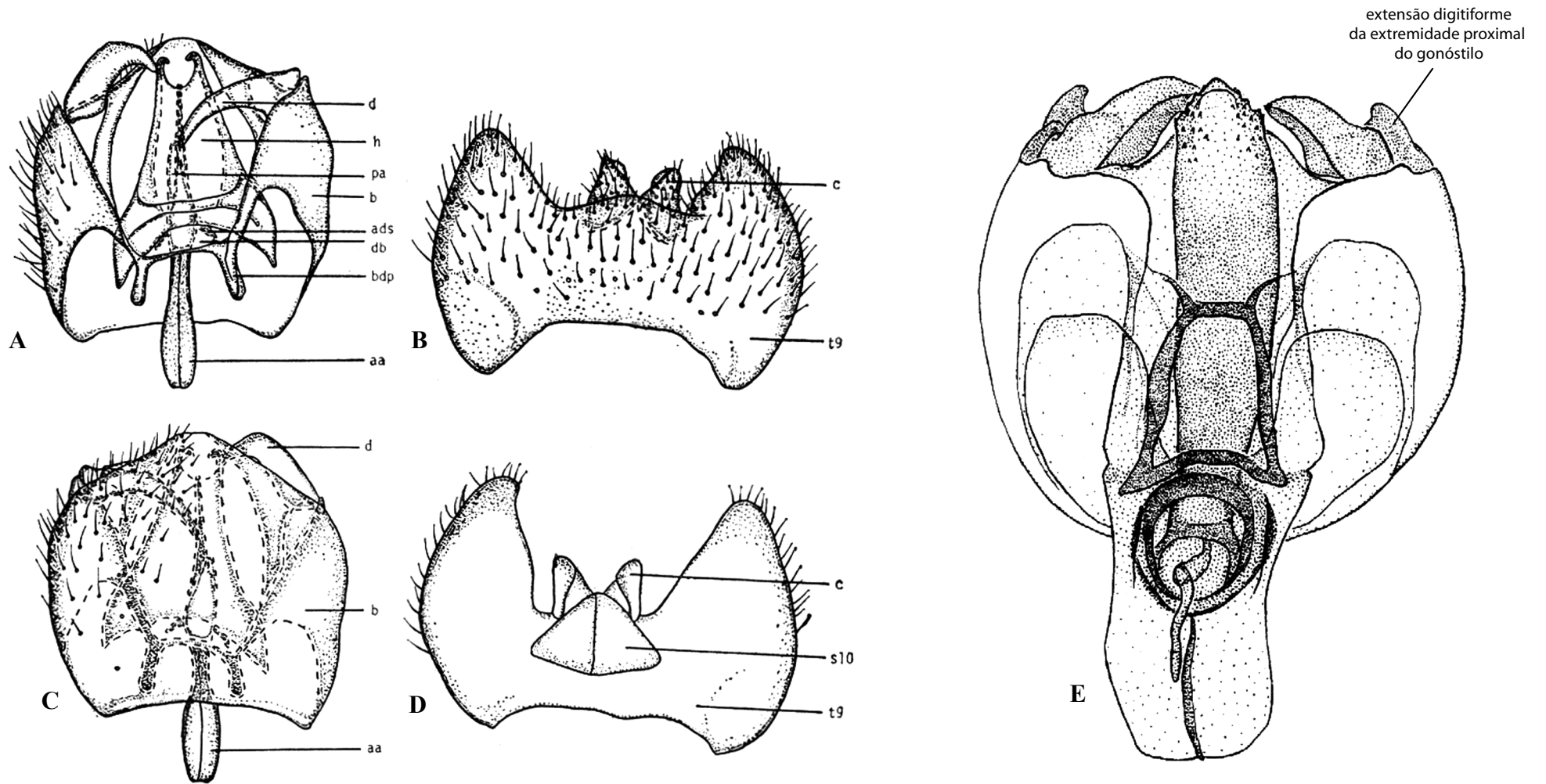


Figura 86. Terminália masculina de Vermileonomorpha. **A-D.** *Vermileo* sp. (modificado de Nagatomi, 1984). **A, B.** Vista dorsal. **C, D.** Vista ventral. **E.** *Vermipardus* sp. (modificado de Stuckenberg, 2002), vista dorsal. As abreviações seguem a figura 75.

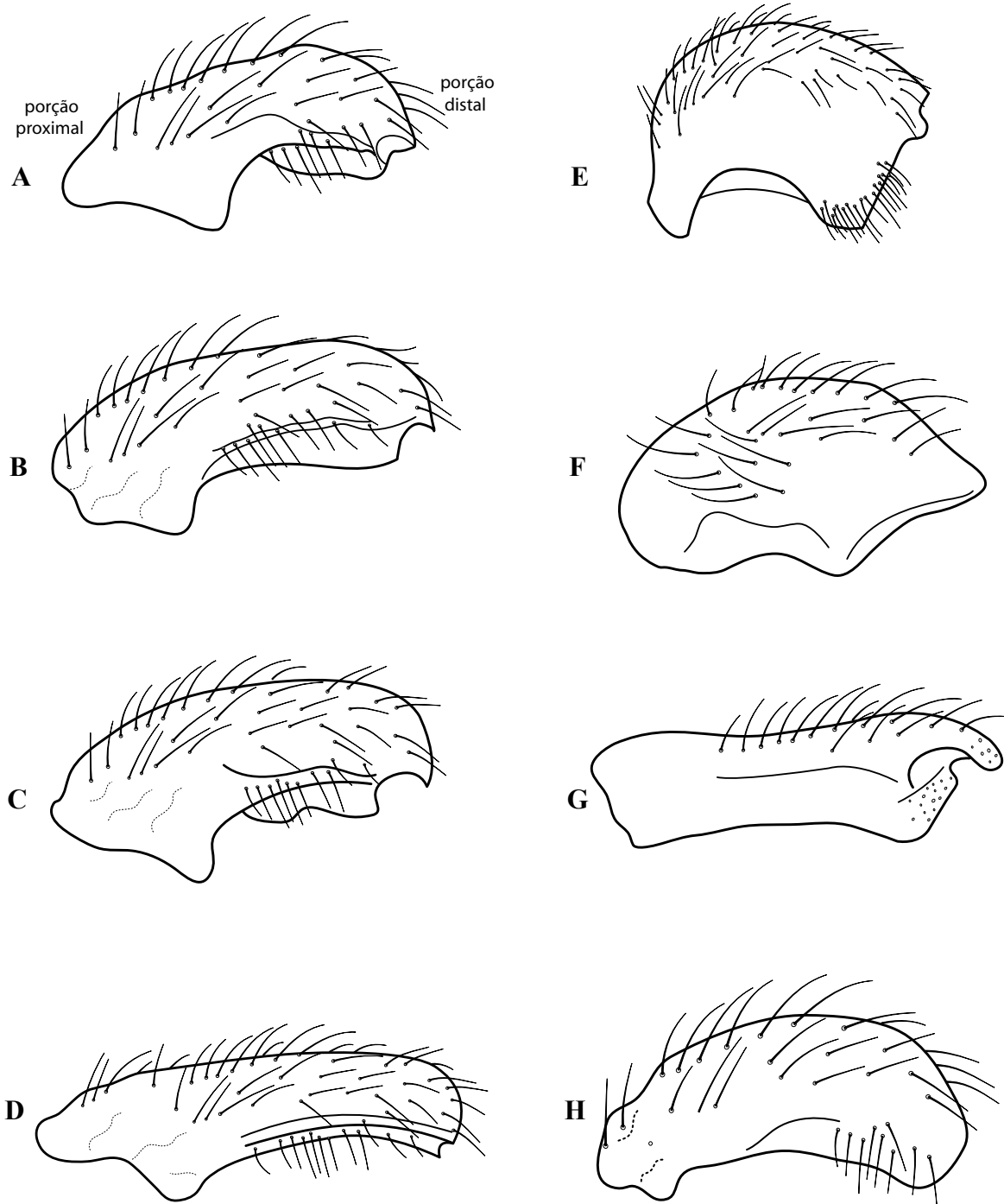


Figura 87. Gonóstilos de "Xylophagomorpha". **A-D.** Coenomyidae. **A.** *Anacanthaspis* sp. **B.** *Arthropeas* sp. **C.** *Coenomyia* sp. **D.** *Dialysis* sp. **E.** Exeretoneuridae. *Exeretoneura* sp. **F.** Heterostomidae. *Heterostomus* sp. **G.** Rachiceridae. *Rachicerus* sp. **H.** Xylophagidae. *Xylophagus* sp.

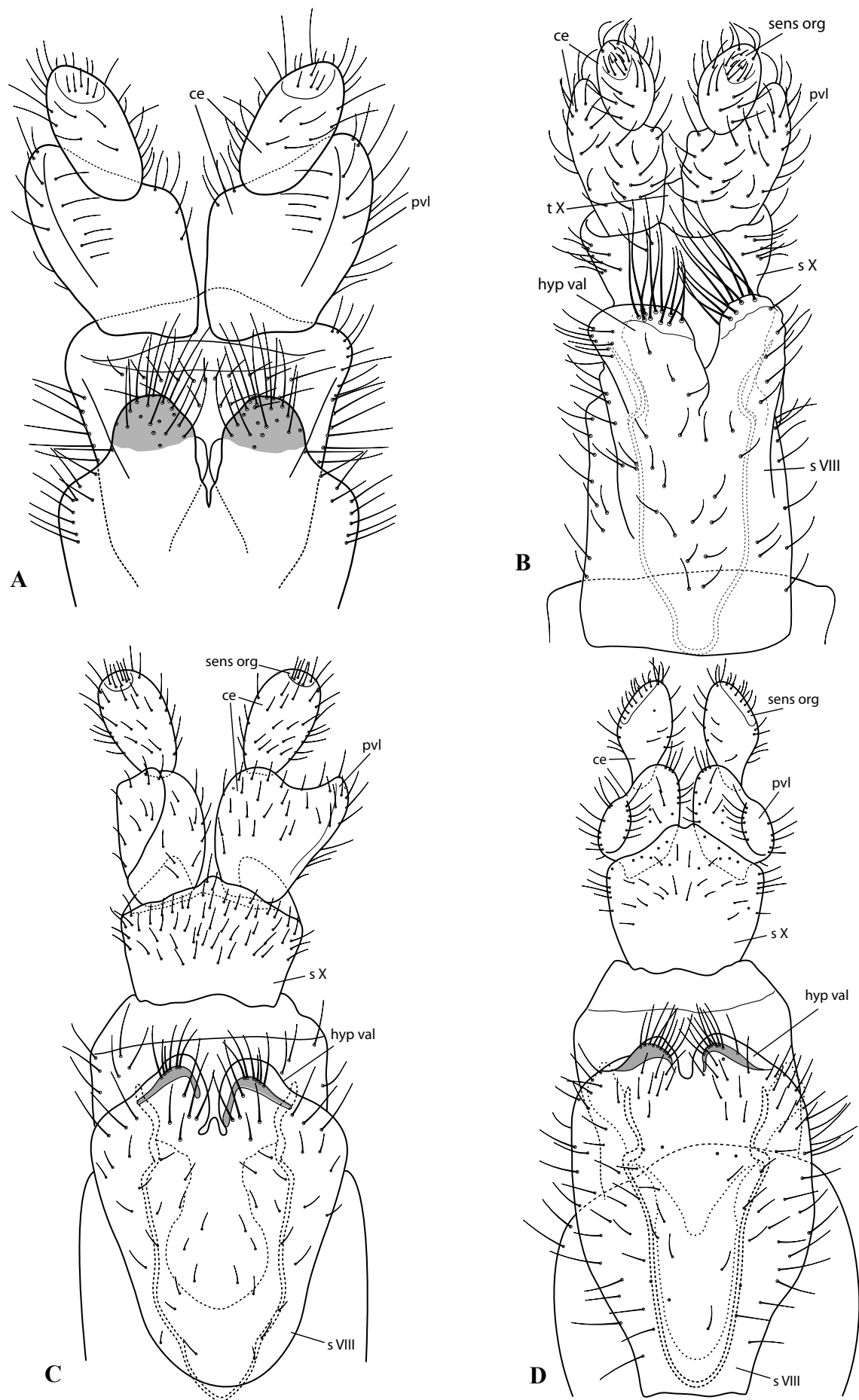


Figura 88. Terminálias femininas de Rhagoniidae, vista ventral. **A.** *Arthroteles* sp. **B.** *Atherimorpha lamasi*. **C.** *Neorhagio caligatus*. **D.** *Neorhagio nagatomii*. Abreviações: ce, cerco; hyp val, valva hipoginial; pvl, lobo posteroventral; s, esternito; sens org, órgão sensorial; t, tergito.



Figura 89. Terminálias femininas de Rhagionidae, vista ventral (com exceção de D, vista lateral). **A.** *Rhagio mystaceus*. **B.** *Spaniopsis* sp. **C.** *Chrysopilus balbii*. **D.** *Symphoromyia* sp. As abreviações são as mesmas da Figura 88.

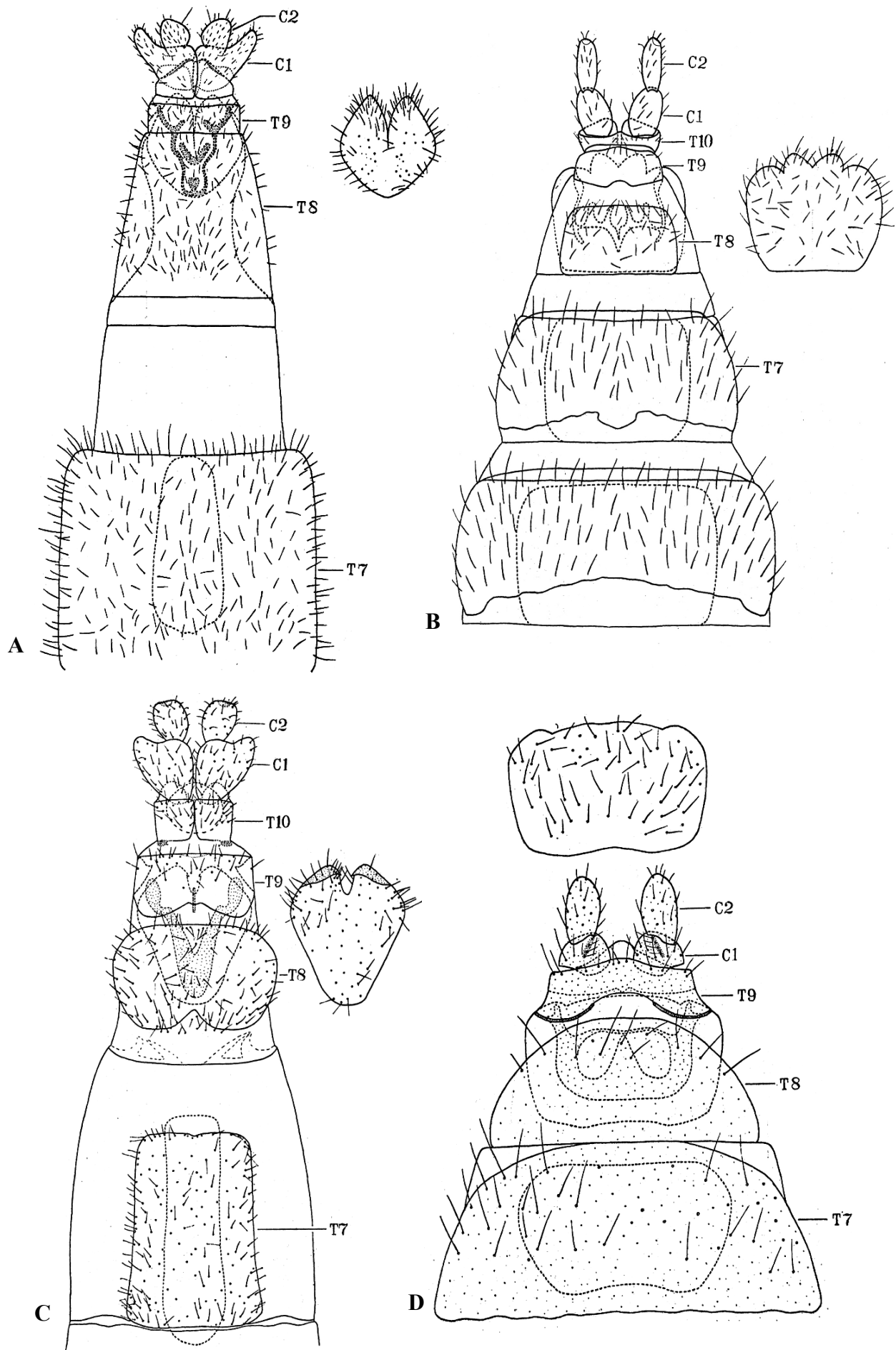


Figura 90. Terminálias femininas de Rhagionidae, vista ventral. **A.** *Pseudoerinna* sp. **B.** *Ptiolina* sp. **C.** *Rhagina* sp. **D.** *Spania* sp. Abreviações: c, cerco; t, tergito. Modificado de Nagatomi & Iwata (1976).



Figura 91. Terminálias femininas de Athericidae, vista ventral. **A.** *Xeritha* sp. **B.** *Dasyoma* sp. **C.** *Suragina* sp. Abreviações seguem a Figura 88.

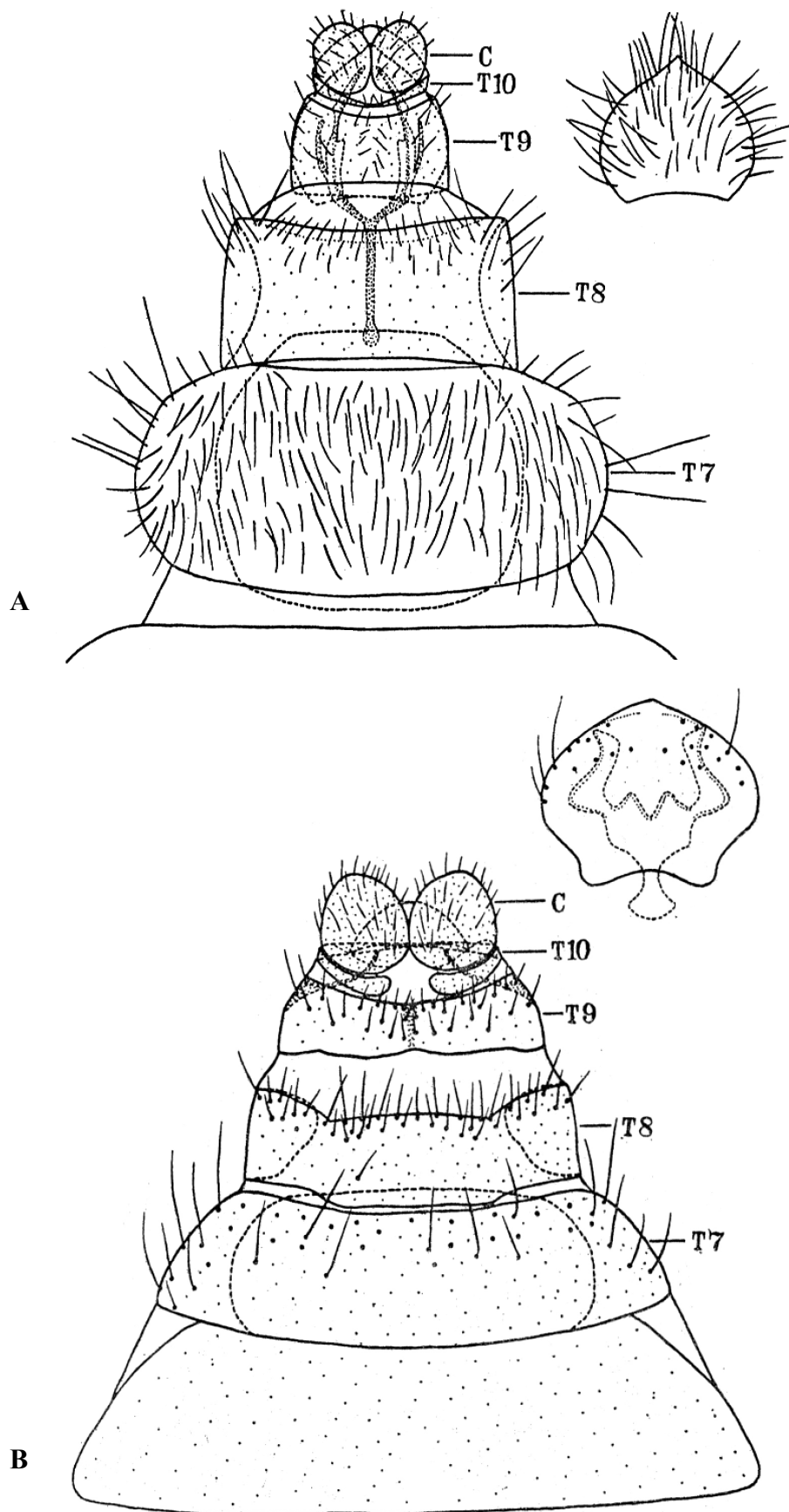


Figura 92. Terminálias femininas de Athericidae, vista ventral. **A.** *Atherix* sp. **B.** *Atrichops* sp. Abreviações: c, cerco; t, tergito. Modificado de Nagatomi & Iwata (1976).

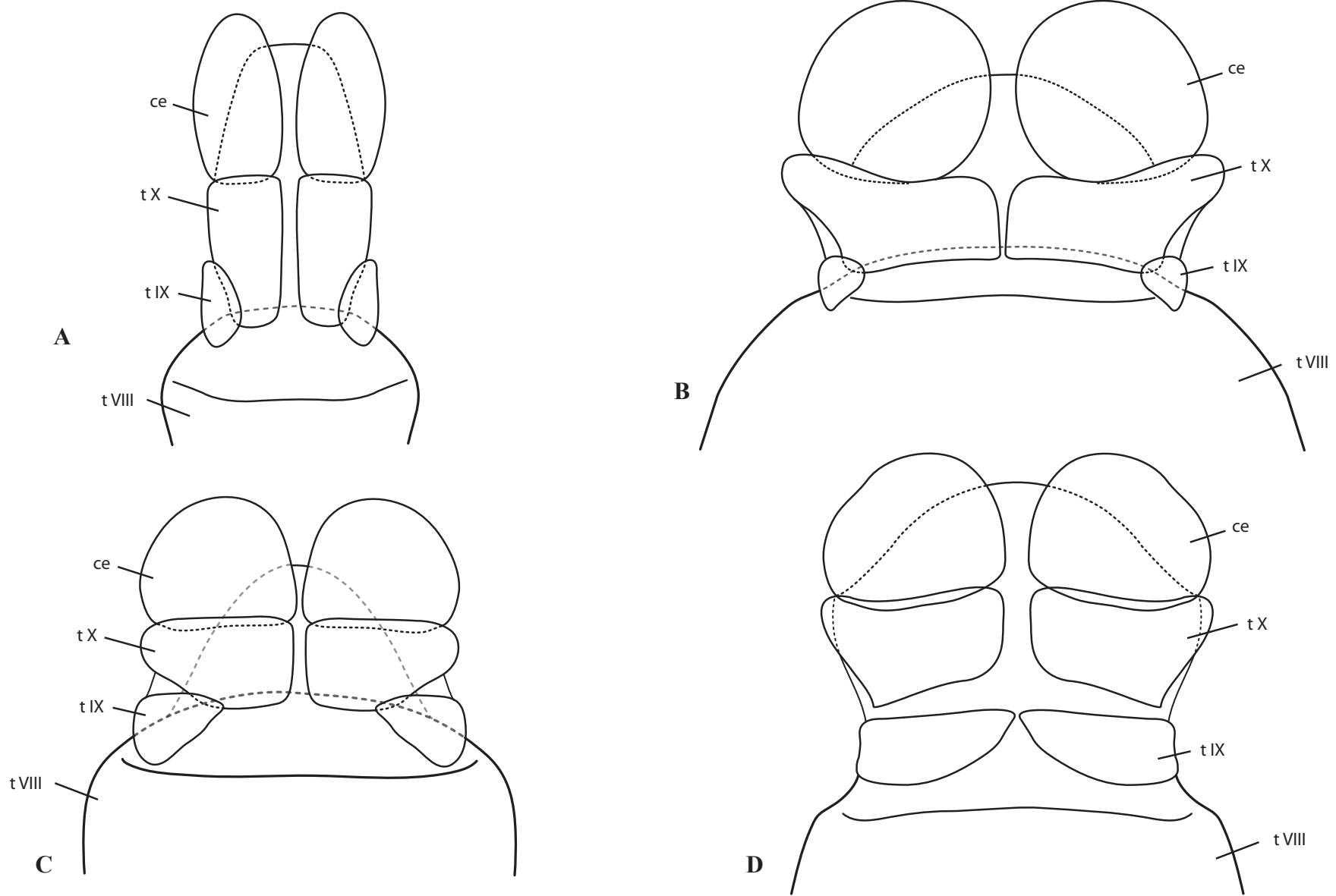


Figura 93. Terminálias femininas de Tabanidae, vista ventral. **A.** *Leucotabanus* sp. **B.** *Spilotabanus* sp. **C.** *Phylipotabanus* sp. **D.** *Selasoma* sp. Abreviações: c, cerco; t, tergito.

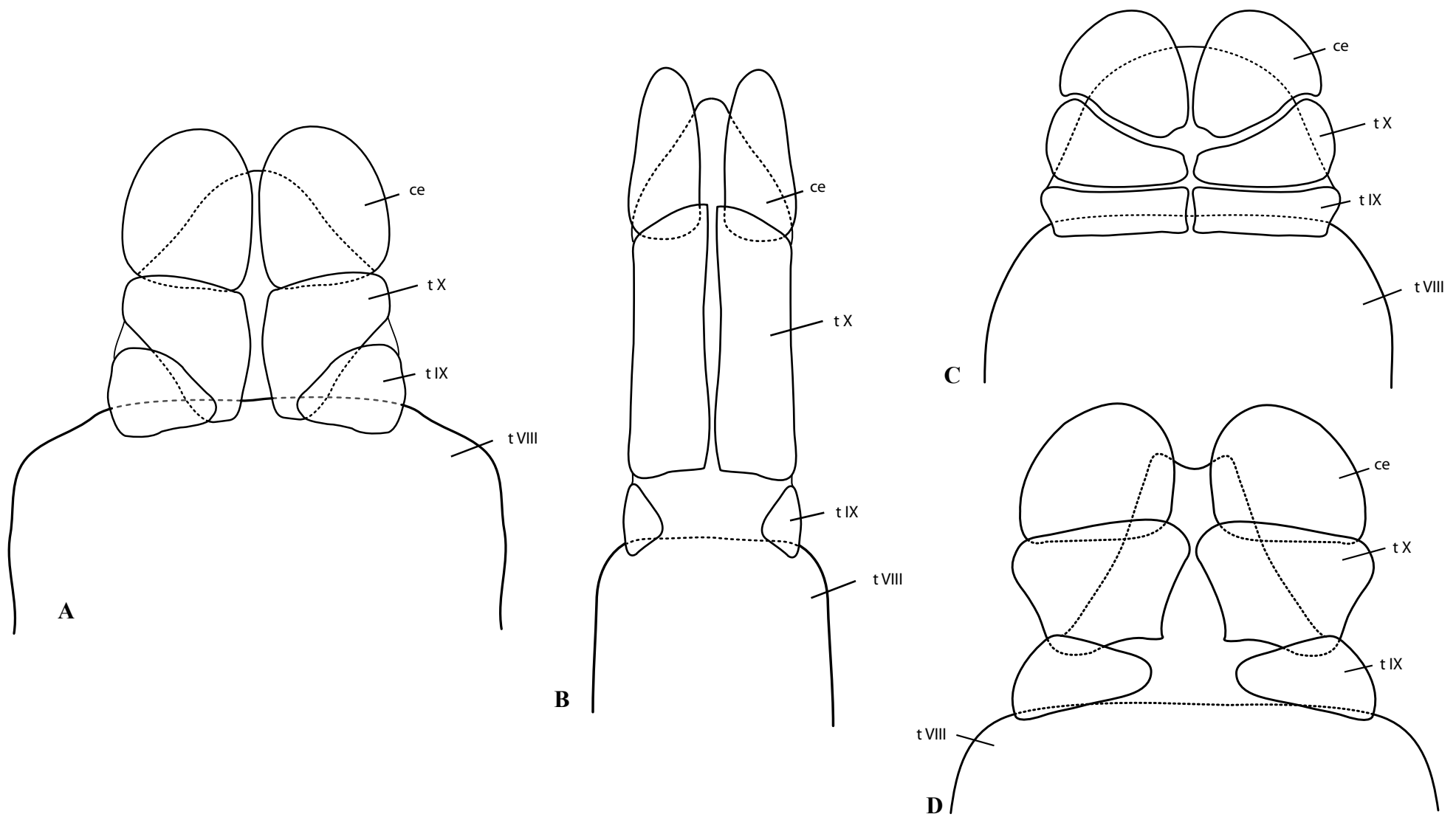


Figura 94. Terminálias femininas de Tabanidae, vista ventral. **A.** *Pseudacanthocera* sp. **B.** *Lepiselaga* sp. **C.** *Mesomyia* sp. **D.** *Pachyschelomyia* sp. Abreviações: c, cerco; t, tergito.

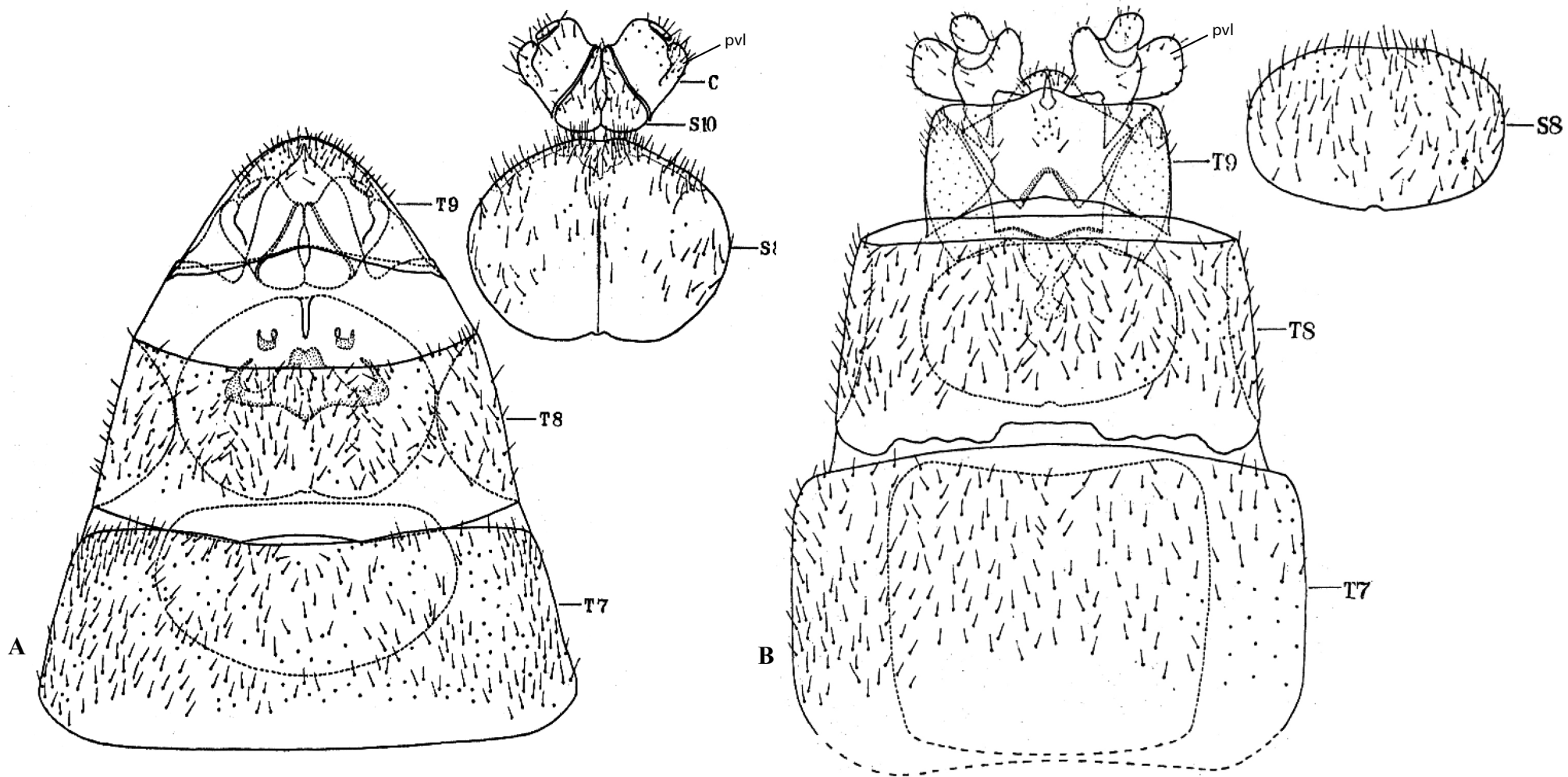


Figura 95. Terminálias femininas de Vermileonomorpha, vista ventral. **A.** *Lampromyia* sp. **B.** *Vermileo* sp. Abreviações: c, cerco; pvl, lobo posteroventral; t, tergito. Modificado de Nagatomi & Iwata (1976).

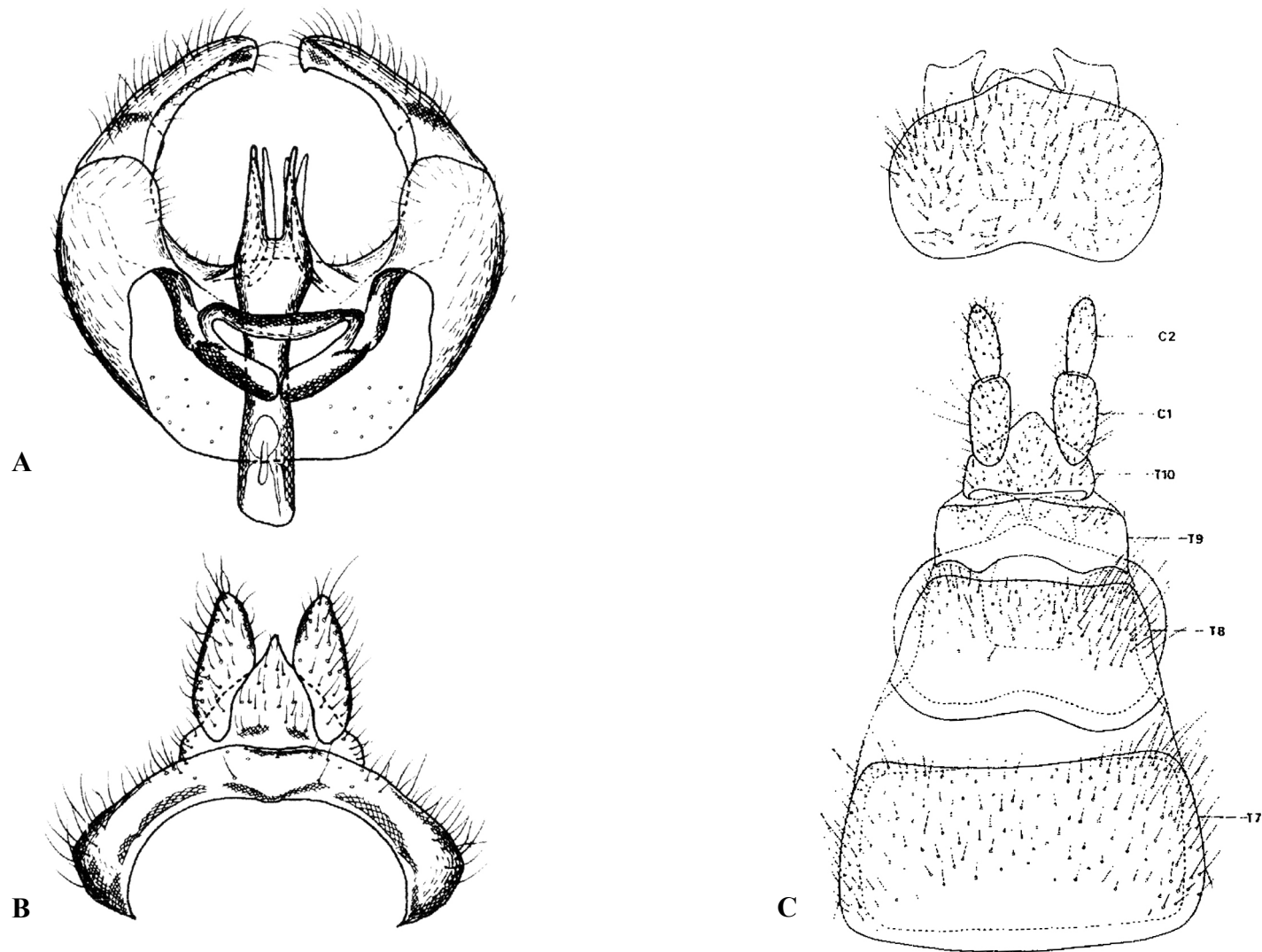


Figura 96. Terminálias de Stratiomyidae, *Beris* sp. **A-B.** Terminália masculina, vista dorsal (modificado de Nagatomi & Tanaka, 1972). **C.** Terminália feminina, vista ventral (modificado de Nagatomi & Iwata, 1978). Abreviações: c, cerco; t, tergito.

APÊNDICE

- Santos, C.M.D.** 2005a. First record of genus *Atherimorpha* (Diptera: Rhagionidae) in Brazil, with description of a new species. *Zootaxa*, 1021, 37–43.
- Santos, C.M.D.** 2005b. Parsimony Analysis of Endemicity: time for an epitaph? *Journal of Biogeography*, 32, 1284–1286.
- Santos, C.M.D.** 2006. Description of two new species of *Neorhagio* (Diptera, Tabanomorpha, Rhagionidae), and remarks on a controversial female character. *Zootaxa*, 1174, 49–62.
- Santos, C.M.D.** 2007a. On ancestral areas and basal clades. *Journal of Biogeography*, 34, 1470–1471.
- Santos, C.M.D.** 2007b. A0: Flawed assumption. *Darwiniana*, 45 (suplemento), 39–41.
- Santos, C.M.D.** & Amorim, D.S. 2007a. *Chrysopilus* (Diptera: Rhagionidae) from Brazil: redescription of *Chrysopilus fascipennis* Bromley and description of eleven new species. *Zootaxa*, 1510, 1–33.
- Santos, C.M.D.** & Amorim, D.S. 2007b. Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation. *Papéis avulsos de Zoologia*, 47(4), 63–73.
- Santos, C.M.D.** & Falaschi, R.L. 2007. Missing data in phylogenetic analysis: comments on support measures. *Darwiniana*, 45 (suplemento), 25–26.

First record of genus *Atherimorpha* (Diptera: Rhagionidae) in Brazil, with description of a new species

CHARLES MORPHY DIAS DOS SANTOS

Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia e Evolução, Av. Bandeirantes, 3900, 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brazil; email: charlesmorphy@pg.ffclrp.usp.br

Abstract

Four of the 22 genera of Rhagionidae have been reported from the Neotropical region, of which only *Chrysopilus* Macquart has been found in Brazil. The first occurrence of the genus *Atherimorpha* White is reported from Brazilian territory, and *Atherimorpha lamasi* sp. n. is described and illustrated.

Key words: *Atherimorpha*, Rhagionidae, Diptera, Neotropics, Taxonomy

Introduction

The family Rhagionidae (Diptera, Brachycera) is worldwide, with 22 extant genera and about 500 described species (Nagatomi 1982b, Stuckenberg 1997). Rhagionids are medium to large-sized flies, leaf-perching inhabitants of herbage and shrubbery in tropical forests and woodlands. Knowledge on fossil rhagionids is limited, and their early evolution is uncertain. *Palaeobolbomyia* Kovalev 1982 is the oldest known fossil, from Lower Jurassic, 187 million years ago before present (Mostovski 2000). *Taschigatra*, another Lower Jurassic genus, described by Mostovski and Jarzembowski (2000), was first placed in the Rhagionidae, but this position is controversial, since only isolated wings are known. Other rhagionid-like fossils are known from the Jurassic of Kazakhstan (Rohdendorf 1938), Siberia (Kovalev 1981) and China (Zhang 1993).

The monophyly of the current genera placed in the Rhagionidae is still debatable, as well as the reliability of its synapomorphies. Historically, the Rhagionidae has included a large number of genera (James & Turner 1981) now accepted to be more related to other families of lower Brachycera (Stuckenberg 1973, Nagatomi 1982b). Nevertheless, conclusions on the boundaries and the cladistic relationships within the family are still wanting

(James & Turner 1981, Woodley 1989, Stuckenberg 2001, Hibbs 2002). Stuckenberg (2001), in his classification of the Homoeodactyla (Diptera, Brachycera), split the Rhagionidae *lato sensu* into three monophyletic components (Rhagionidae *stricto sensu*, Spaniidae and Austroleptidae), but the monophyly of Spaniidae *sensu* Stuckenberg was not supported by the molecular and morphological analysis raised by Hibbs (2002). The molecular analysis performed by Wiegmann et al. (2000) based on 28S rDNA retains the monophyly of the Rhagionidae, as was also the case of Yeates' study (2002), based on morphological characters. But, both analyses were made using few Rhagionidae genera, and Yeates (2002) concludes that the Rhagionidae need more phylogenetic scrutiny and that its relationships are far from being resolved.

In the Neotropics, the Rhagionidae are poorly known, represented only by four genera—*Atherimorpha* White (Argentina and Chile) (James 1975 placed *Atherimorpha* among the Xylophagidae, but it was later considered a Rhagionidae), *Neorhagio* Lindner (Chile), *Rhagio* Fabricius (Mexico) and *Chrysopilus* Macquart. *Chrysopilus* is the only genus known for the entire Neotropical region, with 74 species described, 19 of them occurring in Brazil (James 1968, Nagatomi 1982a, Santos & Amorim *in prep.*).

The genus *Atherimorpha* is known from Argentina and Chile (14 described species), Australia and Tasmania (21 species), and South Africa (11 species) (Hibbs *pers. com.*, James 1975, Nagatomi 1982a,b), which corresponds to a Southern Gondwanan pattern, except for the absence of this genus in New Zealand. This pattern is common amongst basal Brachycera, specially in the infraorder Tabanomorpha (Tabanidae, Athericidae, Vermileonidae, Pelecorhynchidae, and Rhagionidae) (Nogatomi 1982a, Cranston *in prep.*).

The first occurrence of *Atherimorpha* in Brazil is reported here, with a new species described based on 14 specimens from the states of Rio de Janeiro and Minas Gerais.

Material and Methods

The material examined is deposited in the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP, São Paulo, Brazil). Maxillary palpus, wing, and terminalia drawings were made after dissection, clearing and mounting parts onto semi-permanent slides. To illustrate some terminalia details, specimens were mounted temporarily in glycerin on depression slides. Terminalia were later stored in glycerin in plastic microvials pinned under the adult specimen. The GPS coordinates are approximate. The terminology used here follows McAlpine (1981) and Sinclair et al. (1994), and the abbreviations used in figures are: a, aedeagus; ag, aedeagal guide = ventral plate; an, anal cell; ar, arista; b, basal cell; br, basal radial cell; C, costal vein; c, costal cell; ce, cercus; cl, clypeus; cup, posterior cubital cell; d, distal cell; ej ap, ejaculatory apodeme; en proc, endoaedeagal process; ff, first flagellomere; gc ap, gonocoxal apodeme; gc, gonocoxite; gs, gonostylus; hyp val, hypogynial valve; lat ej proc, lateral ejaculatory process; m-cu, crossvein m-cu; o, ocellus; oc, occiput; ot, ocellar tubercle; par ap, parameral apodeme; par, paramere; pe, pedicel; pl,

palpus; pt, pterostigma; r, radial cell; s, sternite; Sc, subcostal vein; sc, subcostal cell; scp, scape; sens org, sensorial organ; spm sac, sperm sac; t, tergite.

Atherimorpha White

Atherimorpha White, 1915: 41. Type-species: *Atherimorpha vernalis* White, 1915, from Tasmania (by monotypy).

Bicalcar Lindner, 1923: 4. Type-species: *Chrysopilus obscuripennis* Loew, 1873, from Transcaspia (by monotypy) (Hennig 1955: 427, Paramonov 1962: 153).

Philippoleptis Malloch, 1931: 276. Type-species: *Leptis praefica* Philippi, 1865, from Chile (James 1975: 1).

Therevirhagio Lindner, 1925: 20. Type-species: *Therevirhagio setosiradiata* Lindner, 1925, from Australia (by monotypy) (Hennig 1955: 427).

Diagnosis: *Atherimorpha* species are characterized mainly by a two-segmented maxillary palpus, holoptic eyes in females and dichoptic eyes in males; eyes facets homogeneous; antenna with scape and pedicel subglobose in form, first flagellomere conical or onion-shaped, and long arista; tibial spurs 0:2:2 well developed; vein R_{2+3} ending in C far beyond R_1 (Nagatomi 1982b).

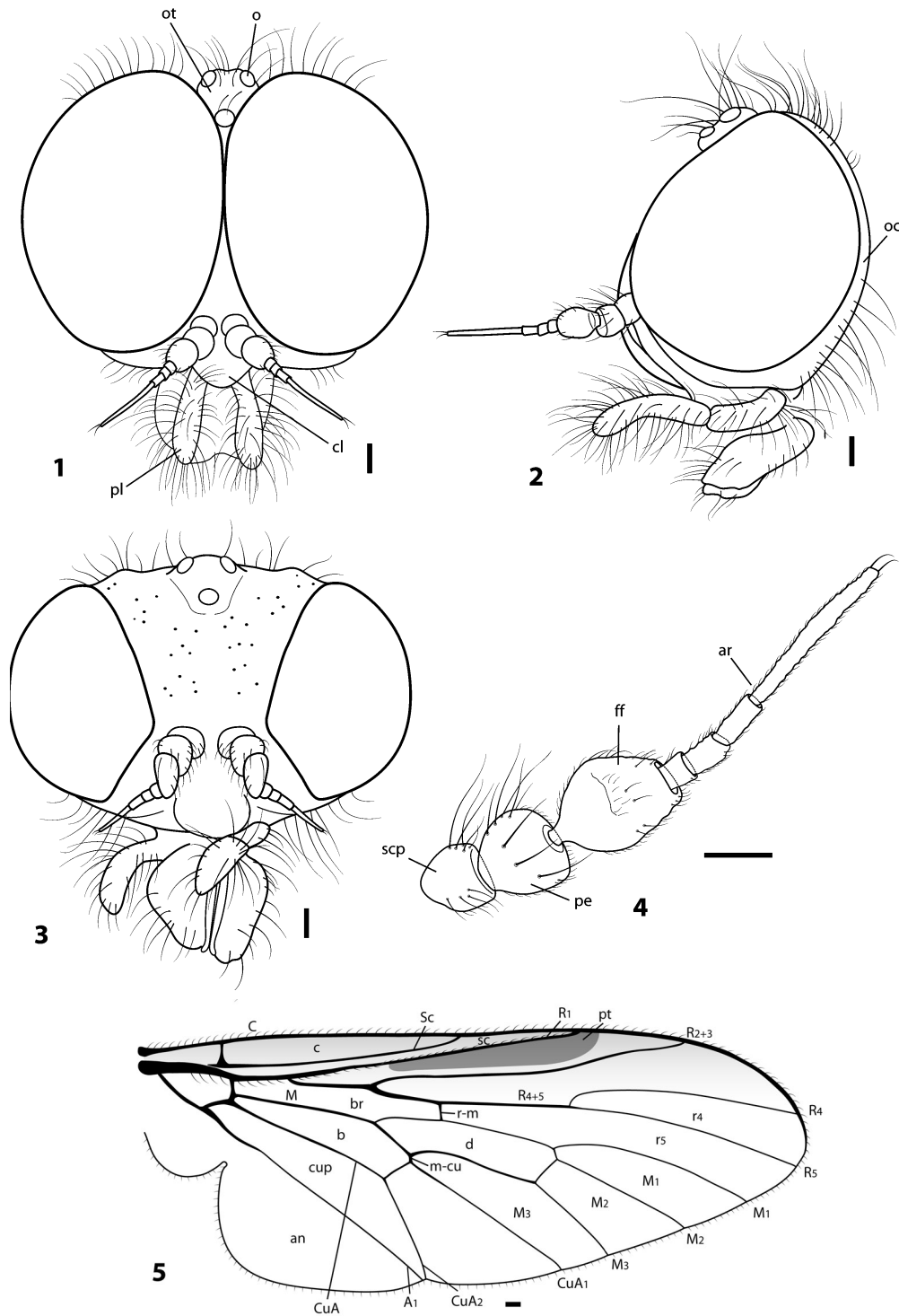
Atherimorpha lamasi sp. n.

Figures 1–9

Material. Holotype ♂, BRAZIL, Itatiaia, Maromba, state of Rio de Janeiro, 22° 22'S 44° 37'W, VI/1946, Barreto col. (MZSP); 10 ♂ paratypes, the same as holotype (MZSP), 1 ♀ paratype, the same as holotype (MZSP); and 2 paratypes ♀ from Sapucaí-Mirim, Cidade Azul, state of Minas Gerais, 1400m, 22° 44'S 45° 44'W, 06/IX/1953, Travassos Filho, Pd. Pereira & Medeiros colls. (MZSP).

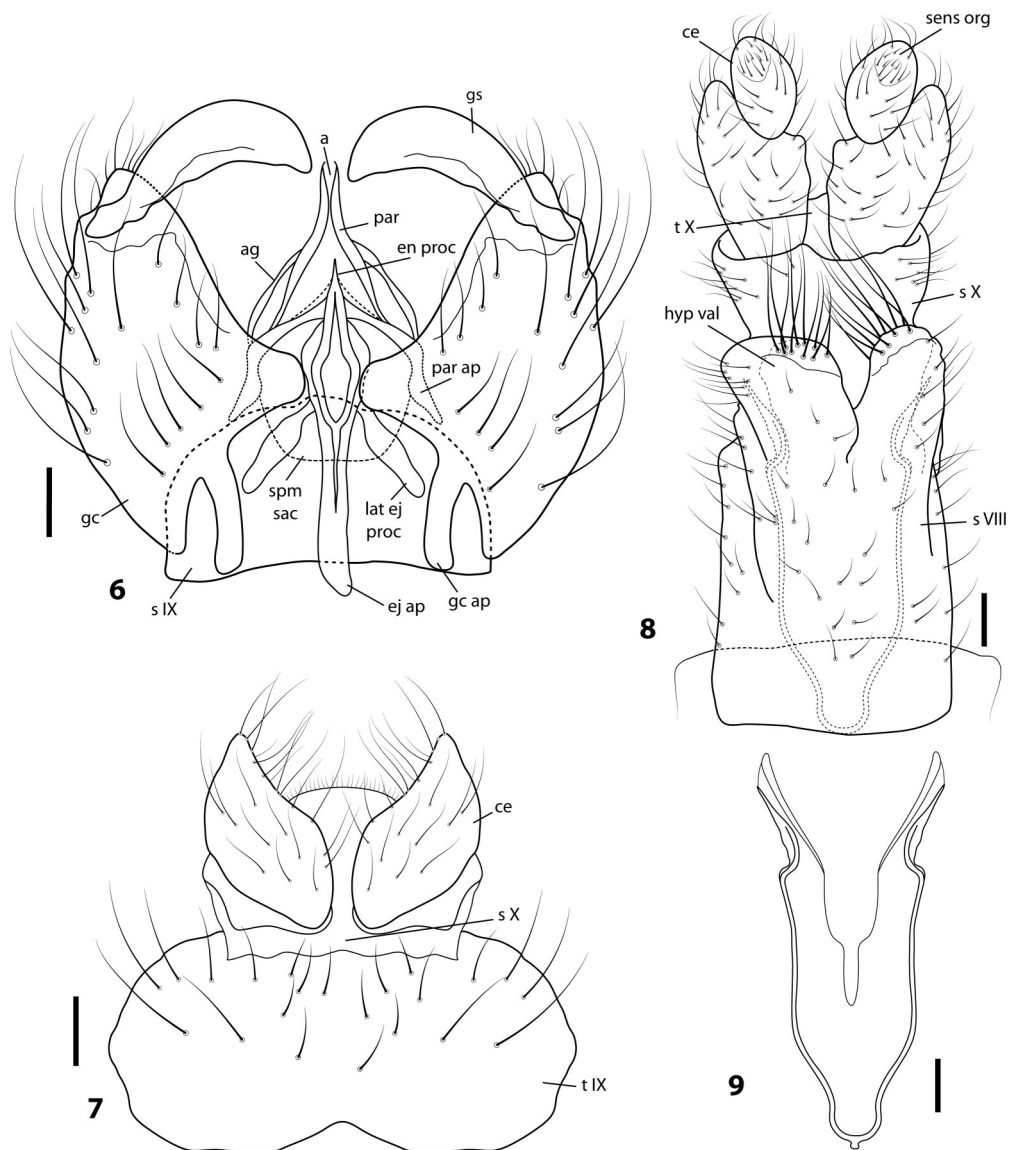
Diagnosis. Arista with 4 flagellomeres, distal longer than the others, two short setae at tip. Gena and clypeus with black punctuations in females. Crossvein m-cu shorter than r-m. Cubital posterior cell narrowly open. Head and thorax homogeneously gray, abdomen gray to brown. Posterior part of aedeagus long. Ejaculatory apodeme slightly exceeding base of gonocoxites.

Male. Body length 5.0–6.0 mm. Wing length 4.8–5.0 mm. General color gray. Eyes yellow to brown, facets homogeneous, ocellar tubercle dark brown with prominent bristles (Figs. 1–2), ocelli brown to red. Gena and clypeus gray, clypeus retracted. Antenna dark brown; scape and pedicel subglobose, with long bristles; scape shorter than pedicel; first flagellomere suboval; arista with 4 flagellomeres, the distal longer than the others, with two short setae at tip (Fig. 4). Maxillary palpus long, with two segments, distal one longer than the proximal, rounded distally, with iridescent bristles (Fig. 2). Proboscis and labella dark brown. Occiput gray, with iridescent setae.



FIGURES 1–5. *Atherimorpha lamasi* sp. n., 1 — ♂ head, frontal view, 2 — ♂ head, lateral view, 3 — ♀ head, frontal view, 4 — Antenna, 5 — Wing. Scale line: 0.1 mm.

Thorax uniformly gray, mesoscutum with brown bristles, scutellum with iridescent bristles. Halteres bare, with yellowish stem and dark knob. Coxae gray with brown setae; femora and tibiae yellowish to brown, both with golden setae. Anterior third of wing membrane slightly brownish; pterostigma pigmented, long, filling almost entirely cell r_1 ; setulae on R_1 ; R_{2+3} reaching C far beyond R_1 , sinuous distally; R_4 forking with almost right angle; crossvein m-m close to origin of M_2 ; crossvein m-cu shorter than r-m; posterior cubital cell narrowly open (Fig. 5).



FIGURES 6–9. *Atherimorpha lamasi* sp. n., ♂: 6 — Hypopygium, dorsal view, 7 — Epandrium, dorsal view, ♀: 8 — Epigynum, ventral view, 9 — Genital fork (s IX). Scale line: 0.05 mm.

Abdomen gray to brown with iridescent hairs along the segments. Gonocoxite and gonostyle brown; gonostyle long, distally acuminate, outer margin convex, inner margin concave; gonocoxites separated from each other, antero-ventral parts covered by sternum IX (Fig. 6); sternum IX semicircular, independent, lateral parts fused to gonocoxites; posterior part of aedeagus long; ejaculatory apodeme slightly exceeding base of gonocoxites; lateral ejaculatory process wide, projected obliquely; gonocoxal apodemes not extended beyond anterior margin of sternum IX; parameral apodemes slender; anterior margin of tergite IX not widely concave; cercus longer than wide, with long bristles (Fig. 7).

Female. Body length 5.0–5.5 mm. Wing length 4.8–5.0 mm. Dichoptic eyes (Fig. 3); gena and clypeus with black punctuations. Thorax and abdomen lighter than male; abdomen gray to brown, except for the two brown to yellow terminal segments, with iridescent bristles on all segments.

Hypogynial valves with more than ten long hairs each (Fig. 8); anterior end of sternite IX rounded, distal apodemes short (Fig. 9); cercus bisegmented, distal segment ovoid, shorter than the proximal segment, with a sensorial organ open apically with thick internal setae; proximal segment with pronounced posteroventral lobe (Fig. 8).

Geographic distribution: Brazil: Minas Gerais (Sapucaí-Mirim) and Rio de Janeiro (Itatiaia National Park).

Etymology: The species is dedicated to Dr. Carlos Lamas, curator of the Diptera collection of the MZSP.

Acknowledgments

I express sincere thanks to Dr. Carlos Lamas (MZSP) for loan the material, Dr. Dalton S. Amorim (FFCLRP-USP) and Eirik Rindal (University of Oslo) for criticisms and suggestions on the manuscript, and Maria Isabel P. A. Balbi (FFCLRP-USP) for the preparation of the material. This study was supported by a CAPES fellowship.

References

- Hennig, W. (1955) Bemerkungen zur Synonymie einiger Gattungen der niederen Brachycera (Diptera: Rhagionidae und Stratiomyiidae). *Beiträge zur Entomologie*, 5, 426–428.
- Hibbs, P. (2002) Phylogeny of the Rhagionidae *sensu lato* inferred from molecular and morphological evidence. *Proceedings of the 5^o International Congress of Dipterology - Abstracts*, Brisbane, Australia: 101.
- James, M.T. (1968) Family Rhagionidae (Leptidae). *A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Vol. 29*. Departamento de Zoologia da Secretaria de Agricultura, São Paulo, pp. 12.
- James, M.T. (1975) Family Xylophagidae. *A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Vol. 24*. Departamento de Zoologia da Secretaria de Agricultura, São Paulo, pp. 6.

- James, M.T. & Turner, W.J. (1981) Rhagionidae. In: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators) *Manual of Nearctic Diptera. Vol. I.* Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 483–488.
- Kovalev, V.G. (1981) [The oldest representatives of the Diptera with short antennae from the Jurassic in Siberia]. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 3, 85–101 [in Russian].
- Lindner, E. (1923) Dipterologische Studien. *Konowia*, 2, 1–11.
- Lindner, E. (1925) Neue exotische Dipteren (Rhagionidae et Tabanidae). *Konowia*, 4, 20–24.
- McAlpine, J.F. (1981) Morphology and terminology - adults. In: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators) *Manual of Nearctic Diptera. Vol. I.* Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 9–63.
- Mostovski, M.B. (2000) Contributions to the study of fossil snipe-flies (Diptera: Rhagionidae). The genus *Palaeobolbomyia*. *Paleontological Journal*, 34 (Supplement 3), 360–366.
- Mostovski, M.B. & Jarzembowski, E.A. (2000) The first brachycerous flies (Diptera: Rhagionidae) from the Lower Jurassic of Gondwana. *Paleontological Journal*, 34 (Supplement 3), 367–369.
- Nagatomi, A. (1982a) Geographical distribution of the lower Brachycera (Diptera). *Pacific Insects*, 24, 139–150.
- Nagatomi, A. (1982b) The genera of Rhagionidae (Diptera). *Journal of Natural History*, 16, 31–70.
- Paramonov, S.J. (1962) A review of Australian Leptidae (Diptera). *Australian Journal of Zoology*, 10, 113–169.
- Rohdendorf, B.B. (1938) Mesozoische Dipteren aus Kara-Tau, I. Brachyceren und einige Nemato-ceren. *Trudy Paleontological Institute*, 7(3), 29–67. [in Russian]
- Sinclair, B.J., Cumming, J.M. & Wood, D.M. (1994) Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera - Lower Brachycera. *Entomologica Scandinavica*, 24, 407–432.
- Stuckenberg, B.R. (1973) The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera). *Annals of the Natal Museum*, 21, 649–673.
- Stuckenberg, B.R. (1997) The genus *Chrysopilus* Macquart in the Afrotropics: faunal characteristics, a review of the South African Species, and descriptions of two new species (Diptera: Rhagionidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 18, 234–242.
- Stuckenberg, B.R. (2001) Pruning the tree: a critical review of classifications of the Homeodactyla (Diptera, Brachycera), with new perspectives and an alternative classification. *Studia Dipterologica*, 8, 1–41.
- White, A. (1915) The Diptera-Brachycera of Tasmania. Part I. Families Leptidae, Stratiomyidae, Nemestrinidae & Cyrtidae. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 1914, 35–74.
- Wiegmann, B.M., Tsaour, S.-C., Webb, D.W., Yeates, D.K. & Cassel, B.K. (2000) Monophyly and relationships of the Tabanomorpha (Diptera: Brachycera) based on 28S ribosomal gene sequences. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 1031–1038.
- Woodley, N.E. (1989) Phylogeny and classification of the “Orthorrhaphous” Brachycera. In: McAlpine, J. F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators), *Manual of Nearctic Diptera. Vol. III.* Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 1371–1395.
- Yeates, D.K. (2002) Relationships of extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 21, 105–121.
- Zhang, J.-f. (1993) Mesozoic gadflies (Insecta: Diptera). *Acta Palaeontologica Sinica*, 32, 662–672.

- approach to the study of animal and plant distributions (ed. by A.A. Myers and P.S. Giller), pp. 437–481. Chapman and Hall, London.
- Smith, A.B. (1992) Echinoid distribution in the Cenomanian: an analytical study in biogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **92**, 263–276.
- Van Veller, M.G.P. (2004) Methods for historical biogeographical analyses: anything goes? *Journal of Biogeography*, **31**, 1552–1553.
- Van Veller, M.G.P. & Brooks, D.R. (2001) When simplicity is not parsimonious: *a priori* and *a posteriori* methods in historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 1–11.
- Van Veller, M.G.P., Kornet, D.J. & Zandee, M. (2000) Methods in vicariance biogeography: assessment of the implementations of assumptions 0, 1, and 2. *Cladistics*, **16**, 319–345.
- Van Veller, M.G.P., Kornet, D.J. & Zandee, M. (2002) *A posteriori* and *a priori* methodologies for testing hypotheses of causal processes in vicariance biogeography. *Cladistics*, **18**, 207–217.
- Van Veller, M.G.P., Brooks, D.R. & Zandee, M. (2003) Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. *Journal of Biogeography*, **30**, 319–329.
- Wiley, E.O. (1980) Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Systematic Botany*, **5**, 194–220.
- Wiley, E.O. (1988) Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Zoology*, **37**, 271–290.
- Zandee, M. & Roos, M.C. (1987) Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, **3**, 305–332.

BIOSKETCH

Juan J. Morrone is a Professor of biogeography, systematics, and comparative biology at the Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). His main interests are in biogeography and phylogenetic systematics of weevils (Coleoptera: Curculionioidea). He has published more than 150 scientific articles and 14 books. His latest book is *Homología biogeográfica: El componente espacial de la evolución* (Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México, DF, 2004).

Editor: Chris Humphries

doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01279.x

Parsimony analysis of endemism: time for an epitaph?

Historical biogeography is a broad discipline, encompassing different areas of research, such as systematics, evolutionary biology, ecology, geology and palaeontology. A central goal in biogeography is to find reliable answers to the problem of 'Why organisms are distributed the way they are today' (Platnick & Nelson, 1978, p. 1), as recently pointed out by many authors (Ebach & Humphries, 2003; Ebach *et al.*, 2003; McDowall, 2004). Since the first evolutionary studies of Charles Darwin and Alfred Wallace [and even long before, with the works of George-Louis Leclerc Comte de Buffon, Alexander von Humboldt, Alphonse P. de Candolle, Carl von Linné and others (Nelson & Platnick, 1981; Humphries, 2000; Ebach *et al.*, 2003)], biogeography has attempted to establish the paths that have led to the current spatial distribution of life on the Earth's surface. Accordingly, historical biogeography aims to explain the distribution of taxa as elements of form, space and time (Ebach & Humphries, 2003), involving historical reconstruction based on geographical and phylogenetic patterns (McDowall, 2004). In other words, the reconstruction of the history of the use of space by species strictly depends on phylogeny.

It would be rather trivial, then, to assert that historical biogeography is deeply rooted in the history of organisms, and hence, inseparable from time. Even those who firmly believe that present events, such as non-random dispersal are more important for biogeography than vicariance events (the latter being well represented in Croizat's statement that earth and life evolved together), would agree that strategies to infer historical connections among areas or biotas should be grounded on a temporal perspective. Indeed, whatever the method employed, it does not make sense to perform historical biogeographical analysis without this focus.

Under such constraints, some currently and commonly employed methods used in historical biogeography should be reviewed or somehow modified. One of these is parsimony analysis of endemism (PAE; Rosen, 1988). In a recent paper, Brooks & van Veller (2003) criticize the validity of PAE as a procedure for historical biogeographical inferences. They claimed that PAE is 'the least defensible and least desirable of all *a priori* methods' (Brooks & van

Veller, 2003, p. 823). In this short comment, I wish to deepen their criticisms, reinforcing the view that PAE, at least in its usual sense, should be avoided as the main method in biogeographical studies, even in very specific cases.

PAE was first proposed in a palaeontological context (Rosen, 1988; Morrone & Crisci, 1995), and is supposed to classify areas or localities based on shared taxa according to the most parsimonious solution. The sampled localities, usually quadrats drawn over a map of the region to be analysed, are taken as analogous to synapomorphies (shared derived characters) in phylogenetic analysis. Shared areas in the distribution of species are assumed to indicate shared unique biological history (Rosen & Smith, 1988; Rosen, 1988; Morrone & Crisci, 1995; Brooks & van Veller, 2003). PAE data are composed of area *vs.* taxon matrices, in which character states are presence/absence of 'terminal areas' in the distribution of species.

PAE does not consider phylogenetic relationships of groups for the construction of area relationships. This clearly contradicts current methodological practices of historical biogeography, especially those related to cladistic biogeography [there are many reviews of the methods used in biogeographical inferences, such as Crisci (2001), Humphries & Parenti (1999), and Morrone & Crisci (1995)]. As stated above, biogeographical reconstruction depends on phylogeny, or at least depends on hypotheses of monophyly of given taxa.

The disconnection between phylogenetic procedures and PAE lead Humphries (1989) and Humphries & Parenti (1999) to disregard it as a historical biogeographical method. Nevertheless, Brooks & van Veller (2003) recently gave the method some authenticity in very specific cases. They assert that PAE 'produces correct historical relationships among areas when species became distributed over these areas by a particular combination of vicariance and of non-response vicariance events' and that PAE 'can also produce correct historical relationships among areas when species distributions result from a particular combination of extinction events affecting widespread species' (Brooks & van Veller, 2003, p. 820). Those authors explain both cases with a hypothetical example (their Fig. 1a,b). However, the two special cases listed by Brooks & van Veller (2003) are based on *a priori*

knowledge of the distribution and the speciation processes that lead to the pattern actually under inquiry. In short, the biogeographer must know beforehand which events were responsible for the distributional biotic pattern – being either vicariance, non-response vicariance or extinction. If we know the causal factor, why use PAE?

As stated by Morrone & Crisci (1995), historical biogeographical methods are tools to assess at least three steps in a historical biogeographical analysis: (1) recognition of spatial homology, (2) identification of areas of endemism and (3) formulation of hypotheses about area relationships. It is possible to enlarge this list, adding (4) the recognition of the role of present events causing spatial distributions (McDowall, 2004). From this perspective, PAE is a method that intends to identify areas of endemism and the relationships among them (Rosen & Smith, 1988; Rosen, 1988; Morrone & Crisci, 1995; Brooks & van Veller, 2003). Yet, as a non-phylogenetic reconstruction procedure, it is unable to distinguish whether an area is more closely related to another with regard to a third one. After the rejection of this aspect of the method, some still advocate that PAE could at least be a helpful tool to establish areas of endemism (Morrone, 1994). However, PAE users only plot taxonomic occurrence on a map in search for congruent distributional patterns of two or more species. Checking congruence in spatial distribution is actually a trivial procedure and does not provide any sound evidence to determine true (i.e. natural or historical) boundaries among the areas of endemism. The delimitation of an area of endemism could include broader information on typical traits of the regions under study [as made, e.g. by Camargo & Pedro (2003) for the Neotropical Meliponini (Hymenoptera)], such as regional geology and physiographical features, and cannot be obtained directly with a simple procedure, such as PAE. The recognition of the spatial distribution of a historical entity, as a species, should not be equated with the definition of an area of endemism. As pointed by Harold & Mooi (1994), '[...] areas of endemism are fundamentally historical entities, not distributional ones, and their definition should take history into account' and '[...] distributional patterns are only sources of biogeographic information in the context of the relationships of the inhabiting organisms' (Harold & Mooi, 1994, p. 262).

From a methodological point of view, PAE method requires a controversial rooting procedure: '[...] the cladogram has to be rooted in an 'ancestor' (i.e. an ancestral association) with all taxa absent, assumed to be the primitive state' (Geraads, 1998, p. 279). As stated by Bisconti *et al.* (2001), rooting the PAE cladograms on an hypothetical 'all-zero' outgroup precludes a dispersalistic model, which means the exclusion of possible explanations for the biogeographical patterns obtained with such study. Thus, biogeographers who use PAE assume *a priori* that vicariance is the main process responsible for the geographical distribution of species (Brooks & van Veller, 2003), ignoring the possibility that congruence could be the result of dispersal processes. Furthermore, PAE frequently results in ambiguous or non-informative distributional patterns (Brooks & van Veller, 2003) that do not match with formerly known patterns obtained with other methods of biogeographical analysis, e.g. as shown in a recent study of the Neotropical Cercopidae by Goldani & Carvalho (2003).

PAE procedures have been recently applied in a huge number of studies (Cracraft, 1991, 1994; Geraads, 1998; Morrone *et al.*, 1999; Rundle *et al.*, 2000; Bisconti *et al.*, 2001; De Grave, 2001; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003; Goldani & Carvalho, 2003; Racheli & Racheli, 2004, and others), perhaps in part because of its relative straightforward application and its 'quick and easy' resolutions. The careful examination of the basic concepts and goals of biogeography, however, shows that PAE should not be considered a historical biogeographical method, whatever the case under study. Obviously, the death of PAE (at least in its original sense) does not itself give any path forward to clarify broader problems in historical biogeography, or to unite the current plethora of methods in this discipline. However, the abandonment of PAE will prevent the definition of non-historical hypotheses of relationships between areas or biotas obtained under this method. This agrees with the idea that the understanding of biogeographical patterns relies on phylogeny.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author would like to express sincere thanks to Adolfo Calor, Cláudio Froehlich and João M. F. Camargo for their comments and suggestions. Dalton Amorim and Max

Langer recommended substantial improvements to the manuscript, for which I am sincerely grateful.

CHARLES MORPHY D. SANTOS

Departamento de Biologia,
Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto,
Universidade de São Paulo,
Setor de Ecologia e Evolução,
Av. Bandeirantes 3900, 14040-901,
Ribeirão Preto, SP, Brazil
E-mail: charlesmorphy@pg.ffclrp.usp.br

REFERENCES

- Aguilar-Aguilar, R., Contreras-Medina, R. & Salgado-Maldonado, G. (2003) Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, **30**, 1861–1872.
- Bisconti, M., Landini, W., Bianucci, G., Cantalamessa, G., Carnevale, G., Ragaini, L. & Valleri, G. (2001) Biogeographic relationships of the Galapagos terrestrial biota: parsimony analysis of endemism based on reptiles, land birds and *Scaleisia* land plants. *Journal of Biogeography*, **28**, 495–510.
- Brooks, D.R. & van Veller, M.G.P. (2003) Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **30**, 819–825.
- Camargo, J.M.F. & Pedro, S.R.M. (2003) Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) – bionomia e biogeografia. *Revista Brasileira de Entomologia*, **47**, 311–372.
- Cracraft, J. (1991) Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany*, **4**, 211–227.
- Cracraft, J. (1994) Species diversity, biogeography and the evolution of biotas. *American Zoologist*, **34**, 33–47.
- Crisci, J.V. (2001) The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 157–168.
- De Grave, S. (2001) Biogeography of Indo-Pacific *Potoniinae* (Crustacea, Decapoda): a PAE analysis. *Journal of Biogeography*, **28**, 1239–1254.
- Ebach, M. & Humphries, C.J. (2003) Ontology of biogeography. *Journal of Biogeography*, **30**, 959–962.
- Ebach, M., Humphries, C.J. & Williams, D.M. (2003) Phylogenetic biogeography deconstructed. *Journal of Biogeography*, **30**, 1385–1396.

- Geraads, D. (1998) Biogeography of circum-Mediterranean Miocene-Pliocene rodents; a revision using factor analysis and parsimonious analysis of endemism. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **137**, 273–288.
- Goldani, A. & Carvalho, G.S. (2003) Análise de parcimônia de endemismo de cercopídeos neotropicais (Hemiptera, Cercopidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **47**, 437–442.
- Harold, A.S. & Mooi, R.D. (1994) Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, **43**, 261–266.
- Humphries, C.J. (1989) Any advance on assumption 2? *Journal of Biogeography*, **16**, 101–102.
- Humphries, C.J. (2000) Form, space and time: which comes first? *Journal of Biogeography*, **27**, 11–15.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1999) *Cladistic biogeography*, 2nd edn. Academic Press, London.
- McDowall, R.W. (2004) What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography*, **31**, 345–351.
- Morrone, J.J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, **43**, 438–441.
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**, 373–401.
- Morrone, J.J., Espinosa, D., Aguilar, C. & Llorente, J. (1999) Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist*, **44**, 508–515.
- Nelson, G. & Platnick, N. (1981) *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Platnick, N. & Nelson, G. (1978) A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology*, **27**, 1–16.
- Racheli, L. & Racheli, T. (2004) Patterns of Amazonian area relationships based on raw distributions of papilionid butterflies (Lepidoptera: Papilioninae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**, 345–357.
- Rosen, B.R. (1988) From fossils to earth history: applied historical biogeography. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. by A.A. Myers and P.S. Giller), pp. 437–481. Chapman and Hall, London.
- Rosen, B.R. & Smith, A.B. (1988) Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *Gondwana and Tethys Geological Society Special Publication No. 37* (ed. by M.G.

Audley-Charles and A. Hallam), pp. 275–306. Oxford University Press, Oxford.

Rundle, S.D., Bilton, D.T. & Shiozawa, D.K. (2000) Global and regional patterns in lotic meiofauna. *Freshwater Biology*, **44**, 123–134.

BIOSKETCH

Charles Morphy D. Santos is a PhD student at the Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Brazil. His research focuses on cladistic biogeography methods and the evolution of Tabanomorpha (Diptera, Brachycera).

Editors: Christopher Humphries and Robert Whittaker

doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01269.x

Is the east–west division of haplotypes of the three-spot seahorse along Wallace’s Line novel among marine organisms?

A response to S.A. Lourie & A.C.J. Vincent (2004) A marine fish follows Wallace’s Line: the phylogeography of the three-spot seahorse (*Hippocampus trimaculatus*, Syngnathidae, Teleostei) in Southeast Asia. *Journal of Biogeography*, **31**, 1975–1985.

The paper by Lourie & Vincent (2004) provides valuable data on the phylogeography of the three-spot seahorse in Southeast Asia and claims that the east–west division of haplotypes along Wallace’s Line ‘is novel among marine organisms examined to date’. Although dealing with species not populations, I wish to point out that the distributions of species of Spanish mackerels (*Scomberomorus*) in the area mapped by Collette & Russo (1984) were explicitly stated to follow Wallace’s Line in Fig. 16.4 of our 1997 textbook (Helfman *et al.*, 1997). ‘The ranges of three species, *S. guttatus*, *S. koreanus* and *S. lineolatus* stop at the continental margin, at what is known as Wallace’s Line’. ‘Australia and southern New Guinea, east of Wallace’s Line, have a different Spanish mackerel fauna that consists of four species: *S. multiradiatus*, *S. semifasciatus*,

S. queenslandicus and *S. munroi*’. Lourie & Vincent attribute the genetic divergence they found in the seahorse in part to the fact that ‘seahorses are likely to be at the lower end of the marine fish dispersal continuum, and likely to retain historical patterns’. However, the species of *Scomberomorus* clearly have the ability to swim across the boundary as shown by the distribution of a widespread plesiomorphic species, *S. commerson*. Therefore, the distributions of the seahorse haplotypes and the species of *Scomberomorus* are both most likely to reflect historical factors and not present ecological factors.

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank Sara Lourie and Lynne Parenti for reviewing the manuscript.

BRUCE B. COLLETTE

National Marine Fisheries Service,
Systematics Laboratory,
National Museum of Natural History,
Washington, DC 20560, USA
E-mail: collettbb@si.edu

REFERENCES

- Collette, B.B. & Russo, J.L. (1984) Morphology, systematics, and biology of the Spanish mackerels (*Scomberomorus*, Scombridae). *Fishery Bulletin*, **82**, 545–692.
- Helfman, G.S., Collette, B.B. & Facey, D.E. (1997) *The diversity of fishes*. Blackwell Science, Malden, MA.
- Lourie, S.A. & Vincent, A.C.J. (2004) A marine fish follows Wallace’s Line: the phylogeography of the three-spot seahorse (*Hippocampus trimaculatus*, Syngnathidae, Teleostei) in southeast Asia. *Journal of Biogeography*, **31**, 1975–1985.

BIOSKETCH

Bruce Collette is interested in the systematics, anatomy, and biogeography of several groups of fishes, particularly tunas, bonitos, and Spanish mackerels (Scombridae), half-beaks and needlefishes (Hemiramphidae and Belonidae), and toadfishes (Batrachoididae). He is a co-author of books on the fishes of Bermuda, fishes of the Gulf of Maine, and an ichthyology textbook, *The diversity of fishes*.

Editor: David Bellwood

doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01277.x

Description of two new species of *Neorhagio* (Diptera, Tabanomorpha, Rhagionidae), and remarks on a controversial female character

CHARLES MORPHY DIAS DOS SANTOS

*Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia e Evolução, Av. Bandeirantes, 3900, 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brazil.
E-mail: charlesmorphy@pg.ffclrp.usp.br*

Abstract

Neorhagio Lindner was known to date exclusively from its type species, from Chile. The status of the genus among the Rhagionidae is controversial, sometimes confounded with *Atherimorpha* White or *Rhagio* Fabricius. Two new species of *Neorhagio*, *N. caligatus* sp. n. and *N. nagatomii* sp. n., are described and illustrated based on material collected in the Reserva ‘Biosfera’ El Triunfo, Northern Mexico. The differences between *Neorhagio*, *Atherimorpha* and *Rhagio* are considered, and comments are made on the presence of posteroventral cercal lobes in Rhagionidae.

Key words: *Neorhagio*, Rhagionidae, Diptera, Neotropics

Introduction

Rhagionidae is a dipterous family with about 500 described species, placed in 22 extant genera (Nagatomi 1982b, Stuckenberg 1997, Santos 2005). Knowledge on fossil rhagionids is limited, and their early evolution is uncertain. The fossil record of Rhagionidae extends back to 187 million years ago, the oldest fossil assigned to the family being *Palaeobolbomyia* Kovalev, from the Jurassic of northern Buryatiya (Mostovski 2000). Despite recent attempts to solve the cladistic relationships within the family and its related groups (Wiegmann et al. 2000, Stuckenberg 2001, Hibbs 2002, Yeates 2002, Zloty et al. 2005), a robust phylogenetic hypothesis for the Rhagionidae is still wanting and its relationships within the other Tabanomorpha are far from being resolved (Yeates 2002).

Rhagionids are poorly known in the Neotropical realm. As pointed out by Santos (2005), three of the four genera in the region have scarce representation, both in number of species and geographical range. *Atherimorpha* White is known from Argentina, Southern

Brazil and Chile (15 described species), *Neorhagio* Lindner is known from a single species from Chile and *Rhagio* Fabricius has two described species from Mexico. *Chrysopilus* Macquart is the most diverse genus, with 74 known species for the Neotropical region (James 1968, Nagatomi 1982a, Santos & Amorim *in prep.*).

Nagatomi, in his study of the geographical distribution of the lower Brachycera (1982a), considered *Neorhagio* as monotypic, but made a remark about an undescribed species of the genus, from Mexico. *Neorhagio* was referred to again in his comments on the genera of Rhagionidae (Nagatomi 1982b), showing the wings of two undescribed species, and when describing the male terminalia of the lower Brachycera (Nagatomi 1984). Two new species of *Neorhagio* are described in this paper, based on specimens from Reserva 'Biosfera' El Triunfo, Mexico. Despite their possibly close relationship with Nagatomi's undescribed species, the new species present some differences on wing and terminalia features when comparing to Nagatomi's drawings (Nagatomi 1982b, Figs. 41–42; Nagatomi 1984, Figs. 108–111). The differences between *Neorhagio* and two other rhagionid genera, *Atherimorpha* and *Rhagio*, are also considered here, and the debatable presence of posteroventral cercal lobes in the female terminalia of Rhagionidae is commented on.

Material and methods

The material examined is deposited in the Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC). Maxillary palpus, wing, and terminalia drawings were made after dissection, clearing and mounting onto permanent slides. To illustrate some terminalia details, specimens were mounted temporarily in glycerin on depression slides. Terminalia were later stored in glycerin in plastic microvials. The terminology used here follows McAlpine (1981) and Sinclair et al. (1994), and the abbreviations used in figures are: a, aedeagus; ag, aedeagal guide = ventral plate; al, alula; an, anal cell; ar, arista; at, aedeagal tine; b, basal cell; br, basal radial cell; C, costal vein; c, costal cell; ce, cercus; cl, clypeus; cup, posterior cubital cell; d, discal cell; dp, dorsal plate; ej ap, ejaculatory apodeme; en proc, endoaedeagal process; ff, first flagellomere; gc ap, gonocoxal apodeme; gc, gonocoxite; gs, gonostylus; hyp val, hypogynial valve; lat ej proc, lateral ejaculatory process; m-cu, crossvein m-cu; m-m, crossvein m-m; o, ocellus; ot, ocellar tubercle; par ap, parameral apodeme; par, paramere; pe, pedicel; pl, palpus; pt, pterostigma; pvl, posteroventral lobe; r, radial cell; r-m, crossvein r-m; s, sternite; Sc, subcostal vein; sc, subcostal cell; scp, scape; sens org, sensorial organ; spm sac, sperm sac; t, tergite.

***Neorhagio* Lindner**

Neorhagio Lindner, 1924: 75. Type-species: *Leptis setosa* Philippi, 1865, from Chile (by monotypy).

Diagnosis

One-segmented maxillary palpus; male and female dichoptic eyes; eye facets homogeneous; antenna with scape and pedicel subglobose, first flagellomere rounded, and arista long; tibial spurs 0:2:2; A_1 curved toward margin; aedeagal tines strongly reduced.

***Neorhagio caligatus* sp. n.**

Figures 1–9

Material

Holotype ♂, MEXICO, Reserva El Triunfo, Sendero Mono, Jaltenango, 6840m, 15° 39'N 92° 48'W, 19-22/VII/1997, Malaise trap, A. González col. (MZFC). 5 ♂ and 5 ♀ paratypes, the same as holotype (MZFC).

Diagnosis

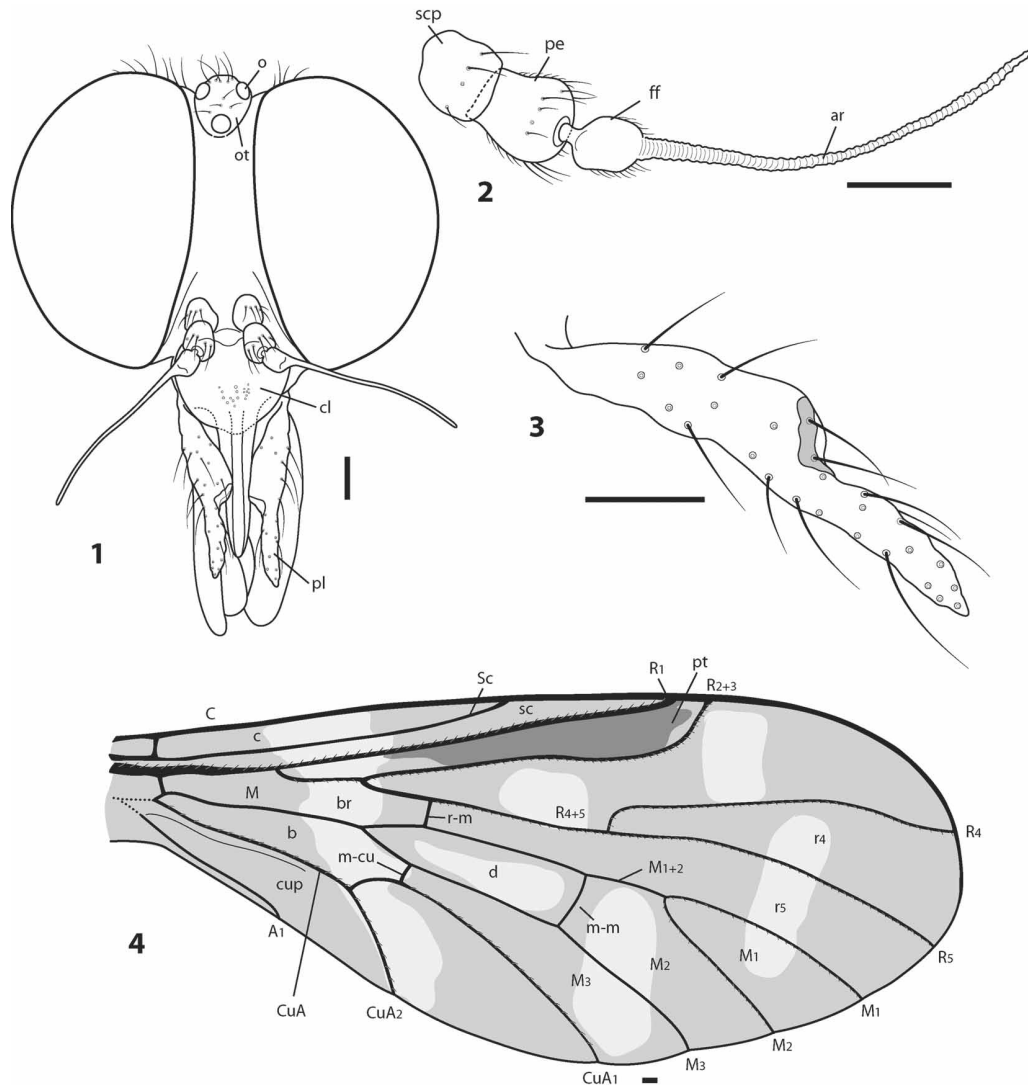
Wing brownish, with light brownish stripes; setulae dorsally on R_1 , R_{2+3} , R_{4+5} , R_4 , R_5 , M_1 , M_2 , CuA, CuA₁ and CuA₂; A_1 short and strongly curved; M_{1+2} after cross-vein m-m; cubital posterior cell widely open; alula absent. Gonostyle long, rounded distally, with a broad knob at mid-outer surface, close to the articulation with the gonocoxites. Short distal apodemes of sternite IX in female.

Description

MALE. Body length 5.5–6.0 mm. Wing length 5.7–6.0 mm. General color brown. Dichoptic eyes, brown to black, facets homogenous, ocellar tubercle brown with prominent bristles (Fig. 1), ocelli yellow to brown. Gena dark brown, clypeus lighter than gena, bulbous protruded. Antenna light brown; scape and pedicel subglobose, with long bristles; scape shorter than pedicel; first flagellomere rounded, shorter than scape; arista with flagellomeres fused in a long stylus (Fig. 2). Maxillary palpus long, one-segmented, apically narrow, with dark bristles, and a small sensorial region (Fig. 3). Proboscis and labella brown. Occiput gray to brown, with iridescent setae.

Thorax brown, mesoscutum darker than scutellum, both with brown bristles. Halteres bare, with brownish stem and yellowish knob. Coxae, femora and tibiae yellowish, with dark setae; tarsi light brown. Wing brownish, with light brownish stripes; pterostigma pigmented, darker than general colour of the wing, long, filling almost entirely cell r_1 ; setulae on R_1 , R_{2+3} , R_{4+5} , R_4 , R_5 , M_1 , M_2 , CuA, CuA₁ and CuA₂; R_{2+3} reaching C beyond R_1 , slightly sinuous distally; R_4 forking with almost right angle, a strong sinuosity before

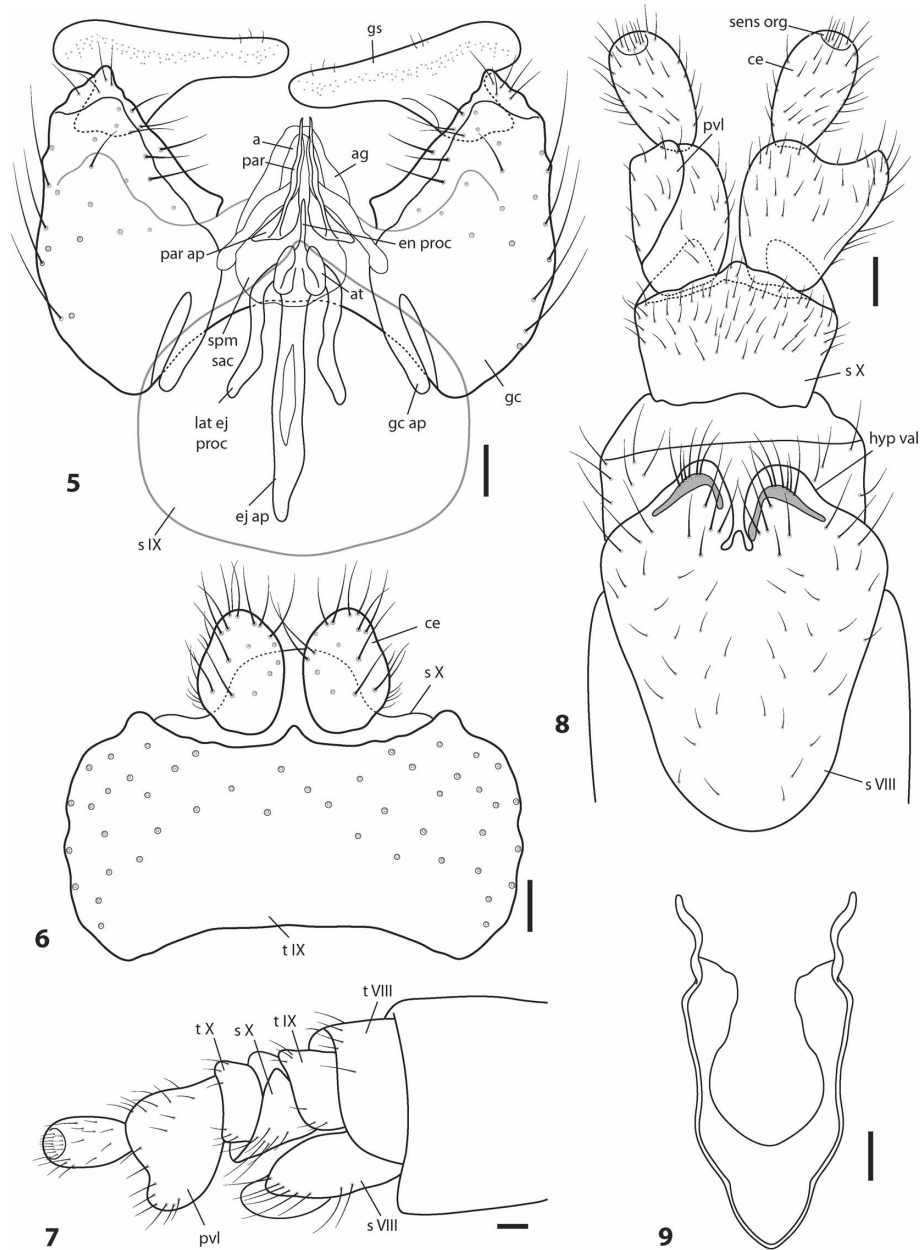
margin; M_{1+2} after cross-vein m-m; A_1 reduced and strongly curved; cross vein m-m longer than m-cu and r-m; cubital posterior cell widely open; alula absent (Fig. 4).



FIGURES 1-4. *Neorhagio caligatus* sp. n., 1 — ♂ head, frontal view, 2 — Antenna, 3 — Maxillary palpus, 4 — Wing. Scale line: 0.1 mm.

Abdomen brown, darker than thorax, brown and iridescent hairs along segments. Gonocoxite and gonostyle brown; gonostyle long, rounded distally, bearing a broad knob at mid-outer surface, close to the articulation with the gonocoxites; gonocoxites separated from each other, antero-ventral parts covered by sternum IX (Fig. 5); sternite IX subcircular, margins sclerotized, lateral parts fused to gonocoxites; posterior part of aedeagus relatively long; ventral plate not extending beyond parameres; ejaculatory apodeme very long, exceeding base of gonocoxites; lateral ejaculatory process long, but

not as long as ejaculatory apodeme and not exceeding base of gonocoxite; small aedeagal tines, resembling curved rods at a subapical portion of ejaculatory apodeme; gonocoxal apodemes not extended beyond anterior margin of sternite IX; parameral apodemes slender; tergite IX wider than long, subretangular, anterior margin almost straight (Fig. 6); cercus subglobose, with bristles.



FIGURES 5–9. *Neorhagio caligatus* sp. n., ♂: 5 — Hypopygium, ventral view, 6 — Epandrium, dorsal view, ♀: 7 — Epigynum, lateral view, 8 — Epigynum, ventral view, 9 — Genital fork (s IX). Scale line: 0.05 mm.

FEMALE. Body length 5.5–7.0 mm. Wing length 5.0–6.0 mm. Dichoptic eyes. Head and thorax similar to male; abdomen darker than male, especially segments VII–VIII, but light brown cerci.

Hypogynial valves with six long hairs each (Fig. 8); anterior end of sternite IX acuminate, distal apodemes short (Fig. 9); cercus bisegmented, distal segment subovoid, as long as the proximal segment, a sensorial organ opening apically bearing thick internal setae; proximal segment wide, with pronounced posteroventral lobe (Figs. 7–8).

Geographic distribution

Mexico, Reserva de Biosfera ‘El Triunfo’.

Etymology

The species name comes from the Latin word *caligatus*, common soldier, as a reference to the wing brown stripes, resembling a military dress.

***Neorhagio nagatomii* sp. n.**

Figures 10–18

Material

Holotype ♂, MEXICO, Reserva El Triunfo, Sendero Palo Gordo, Jaltenango, 6400m, 15° 39' 22"N 92° 48' 31"W, 19-22/VII/1997, Malaise trap, A. González, J.B. Wooley, L. Montoya colls. (MZFC); 5 ♂ paratypes, the same as holotype, but 15° 39' 34"N 92° 48' 28"W (MZFC); 3 ♀ paratypes, the same as holotype (MZFC).

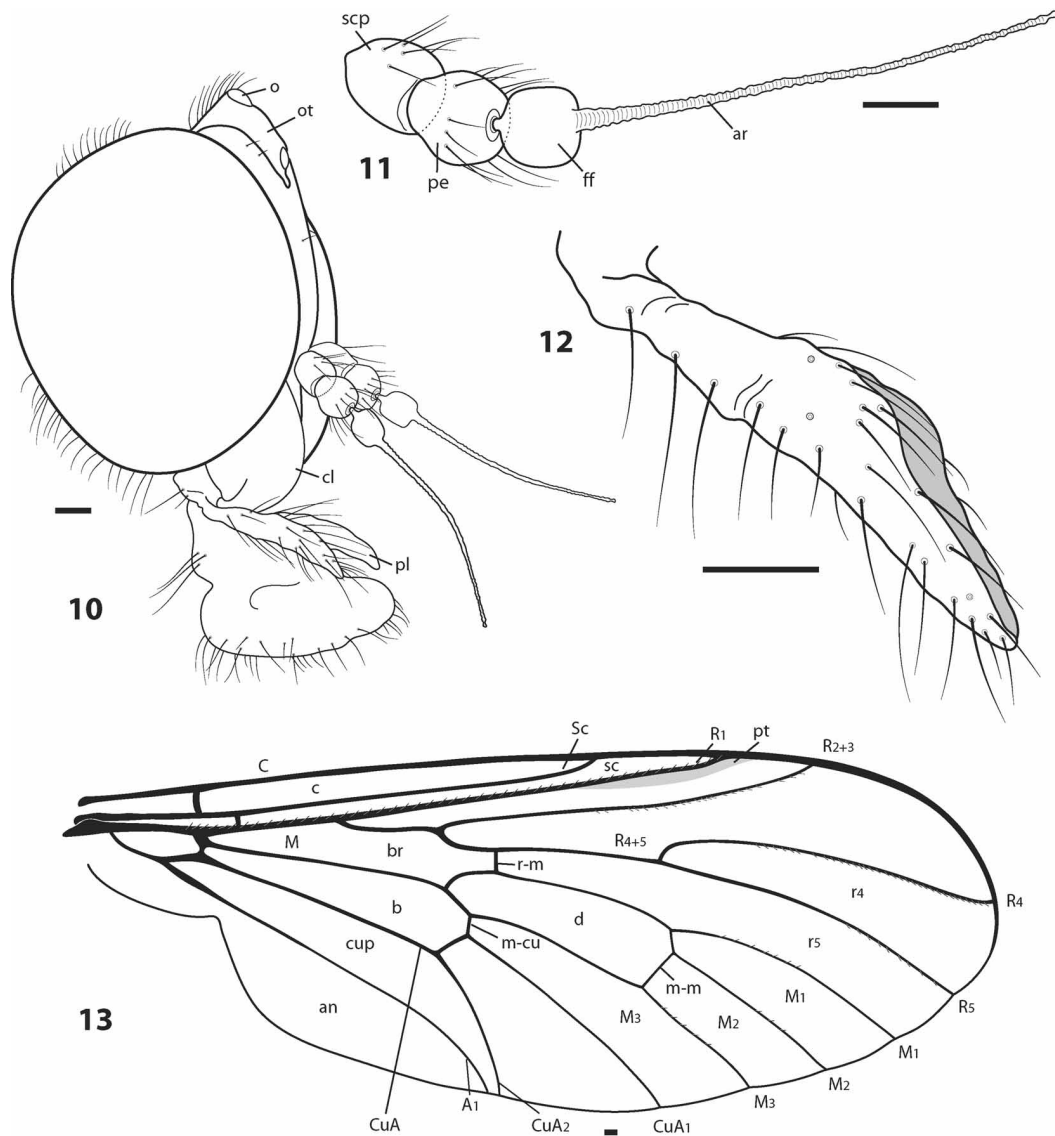
Diagnosis

Wing hyaline; short pterostigma; setulae on R_1 , R_{2+3} , R_{4+5} , R_4 , R_5 , M_1 , M_2 , and M_3 ; R_{2+3} reaching C far beyond R_1 ; A_1 curved. Gonostyle distally rounded, outer margin convex, inner margin straight; alula strongly reduced; posterior part of aedeagus short; lateral ejaculatory process as long as ejaculatory apodeme. Distal apodemes of sternite IX in females widely projected.

Description

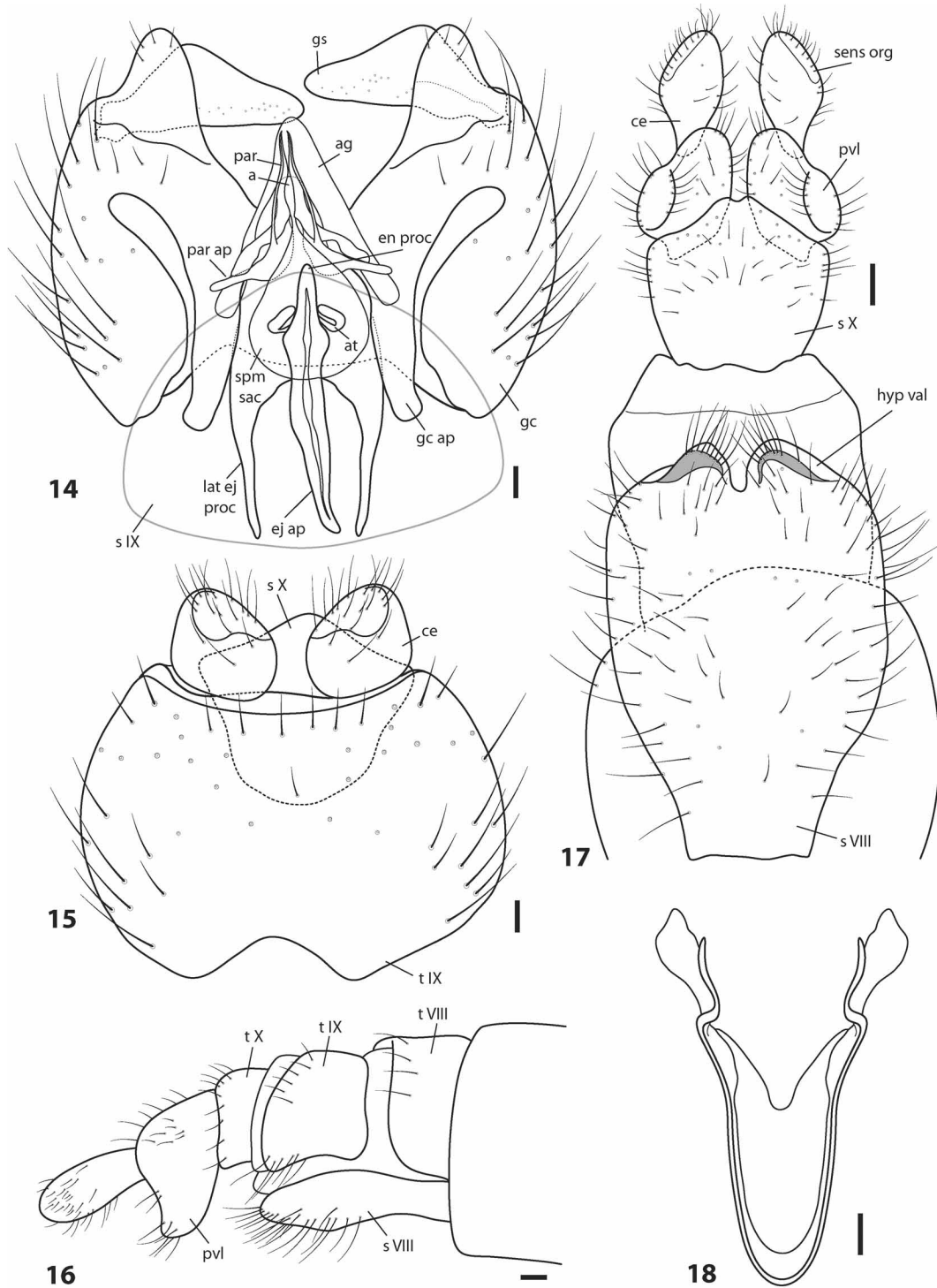
MALE. Body length 8.0–8.2 mm. Wing length 7.4–7.6 mm. General color brown. Eyes dichoptic, brown to black, facets homogenous, ocellar tubercle brown with prominent bristles (Fig. 10), ocelli gray to brown. Gena brown, clypeus light brown to yellow, bulbous protruded. Antenna brown, scape lighter than pedicel; scape and pedicel subglobose subequal in size, with long bristles; first flagellomere dark brown, slightly rounded, shorter than scape and pedicel; arista with flagellomeres fused in a long stylus (Fig. 11). Maxillary palpus long, one-segmented, with dark bristles and a wide sensorial

region (Fig. 12). Proboscis and labella light brown. Occiput gray to brown, with dark and iridescent setae.



FIGURES 10–13. *Neorhagio nagatomii* sp. n., 10 — ♂ head, lateral view, 11 — Antenna, 12 — Maxillary palpus, 13 Wing. Scale line: 0.1 mm.

Thorax brown, mesoscutum with brown bristles, scutellum with long dark bristles. Halteres bare. Coxae, femora and tibiae yellowish to light brown, with dark setae; tarsi brown. Wing homogeneously hyaline, except for short pigmented pterostigma; setulae on R_1 , R_{2+3} , R_{4+5} , R_4 , R_5 , M_1 , M_2 , and M_3 ; R_{2+3} reaching C far beyond R_1 , without distal sinuosity; R_4 forking with almost right angle; A_1 curved; cross vein m-m larger than m-cu and r-m; cubital posterior cell open; alula strongly reduced (Fig. 13).



FIGURES 14–18. *Neorhagio nagatomii* sp. n., ♂: 14 — Hypopygium, ventral view, 15 — Epandrium, dorsal view, ♀: 16 — Epigynum, lateral view, 17 — Epigynum, ventral view, 18 — Genital fork (s IX). Scale line: 0.05 mm.

Abdomen brown, with lighter transversal stripes on all segments. Gonocoxite and gonostyle brown; gonostyle distally rounded, outer margin convex, inner margin straight; gonocoxites separated from each other, antero-ventral end covered by sternite IX (Fig. 14); sternite IX semitriangular, margins sclerotized, proximal margin slightly curved and lateral parts fused to gonocoxites; posterior part of aedeagus short; ventral plate extending beyond parameres, with prominent antero-lateral projections; ejaculatory apodeme long, exceeding base of gonocoxites; lateral ejaculatory process as long as ejaculatory apodeme; small aedeagal tines, resembling curved rods at a subapical swelling on ejaculatory apodeme; gonocoxal apodemes wide, not clearly extended beyond anterior margin of sternite IX; parameral apodemes slender and long; tergite IX slightly wider than long, anterior margin with shallow concavity (Fig. 15); cercus wider than long, subglobose, with long bristles and a sensorial organ open apically with internal setae.

FEMALE. Body length 6.5–7.5 mm. Wing length 7.5–7.8 mm. Dichoptic eyes. Mesoscutum and abdomen slightly darker than male. Segments VIII–IX darker than cerci.

Hypogynial valves with nine long hairs each (Fig. 17); anterior end of sternite IX rounded, distal apodemes wide projected (Fig. 18); cercus light brown, bisegmented, distal segment subovoid, apical sensorial region with thick setae; pronounced posteroventral lobe in proximal segment (Figs. 16–17).

Geographic distribution

Mexico, Reserva Biosfera 'El Triunfo'.

Etymology

The species is named in homage to the Japanese entomologist Dr. Akira Nagatomi, an eminent dipterist with an important contribution to the understanding of the families of Brachycera.

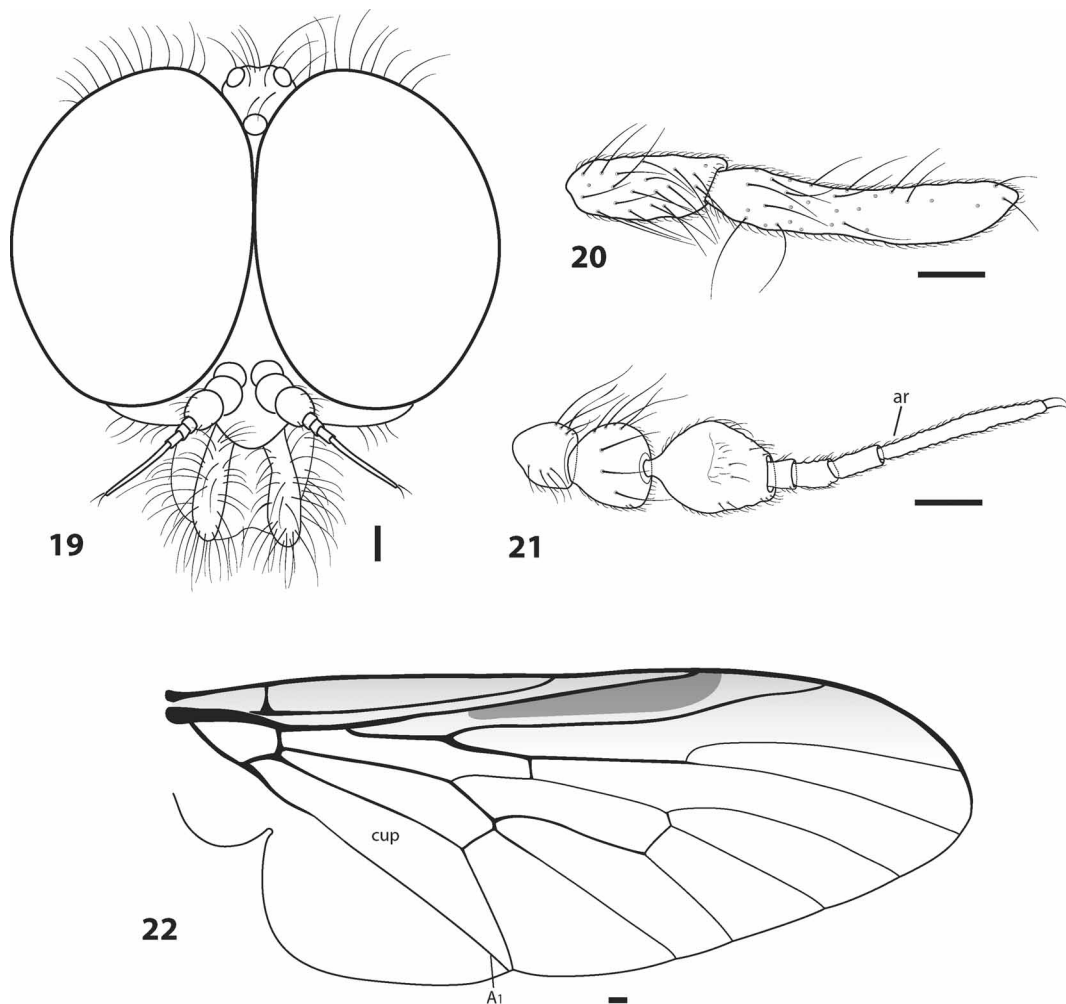
Discussion

On the similarities between Neorhagio, Atherimorpha and Rhagio

Based on undescribed species of *Neorhagio*, Nagatomi (1982b, 1984) comments on the similarities between *Neorhagio*, *Atherimorpha* and *Rhagio*, pointing out the possible need to erect another genus for the species he identified as belonging to *Neorhagio*. The comparison with both other genera recommends avoiding this position. In fact *Neorhagio* has frequently been neglected by rhagionid researchers (*e.g.*, Stuckenberg (2001) in his classification of the Homoeodactyla), and its diagnostic features were never clearly stated.

The diagnosis of *Neorhagio* presented here allows to separate it from *Atherimorpha* and *Rhagio*, supporting the hypothesis that *Neorhagio* actually constitutes a natural group. The head of *Atherimorpha* is mainly characterized by holoptic eyes in males (Fig. 19), a two-segmented maxillary palpus (Fig. 20), and an antennal arista with 4 flagellomeres

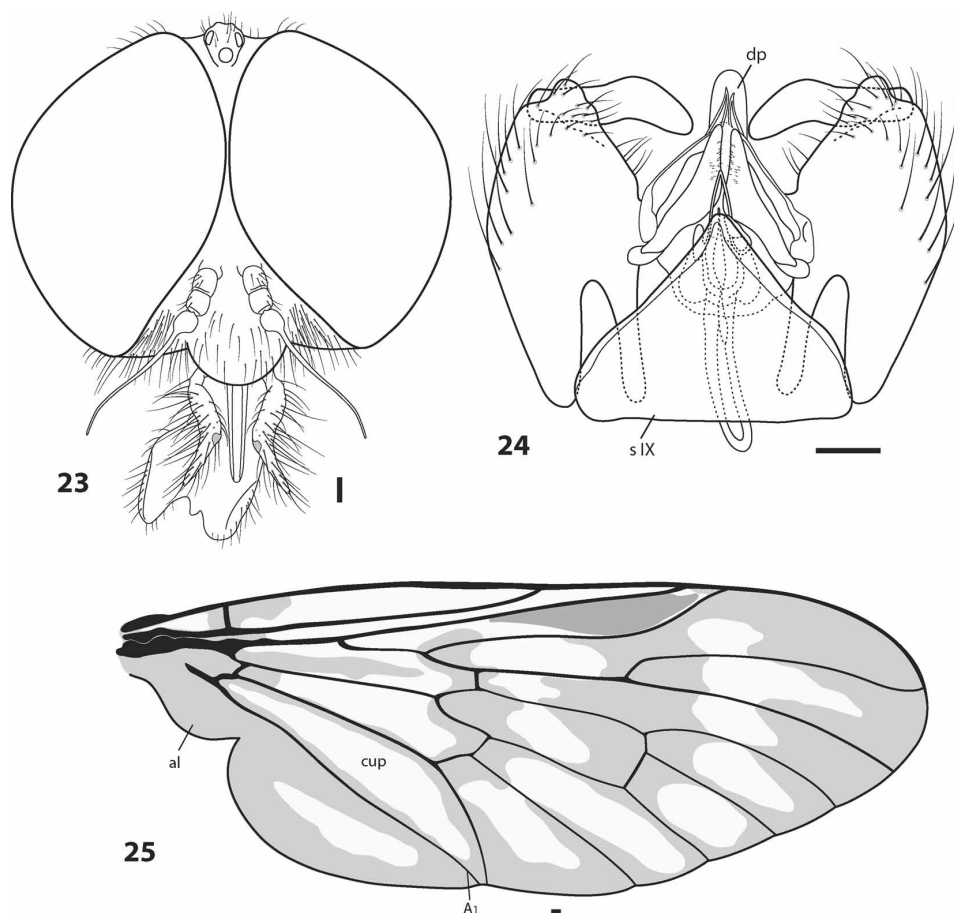
(Fig. 21), while in *Neorhagio* the eyes are dichoptic in both males and females (Figs. 1 and 10), the palpus is one-segmented (Figs. 3 and 12), and the flagellomeres of the antennal arista are fused in a long stylus (Figs. 2 and 11). In *Atherimorpha*, A_1 is straight, almost reaching CuA_2 before the margin, and the cubital posterior cell is narrowly opened (Fig. 22). *Neorhagio* instead has a strongly curved A_1 , probably a synapomorphy of the genus, which can be seen specially in *Neorhagio caligatus* sp. n., and its cubital posterior cell is widely opened (Figs. 4 and 13). The aedeagal tines of *Atherimorpha* are vestigial or completely absent, while in *Neorhagio* this structure is clearly present, resembling curved rods at a swelling on the ejaculatory apodeme (Figs. 5 and 14).



FIGURES 19–22. *Atherimorpha lamasi* Santos, ♂: 19 — Head, frontal view, 20 — Two-segmented maxillary palpus, 21 — Antenna, 22 — Wing. Scale line: 0.1 mm.

The differences between *Neorhagio* and *Rhagio* are less evident, but *Rhagio* has alula well developed in most species (Fig. 25), the male eyes usually holoptic (Fig. 23), and

male sternite IX rather pentagonal in shape (Fig. 24), not as large and produced anteriorly as *Neorhagio* (Figs. 5 and 14). In *Rhagio*, the dorsal plate protrudes posteriorly and forms a tube apically broad (Fig. 24), as pointed by Sinclair et al. (1994, Figs. 3c and 3e), and Stuckenberg (1973, Figs. 8–9). The apical enlargement of the dorsal plate, sometimes forming a bulbous apex, is not present in any of the *Neorhagio* species described here. In his key to the subfamilies and genera of Rhagionidae, Nagatomi (1982b) considers A_1 straight as a characteristic feature of *Rhagio*, which could differentiate it from *Neorhagio* and its A_1 curved toward margin, but this feature is not valid for all *Rhagio* species, e.g. *R. mystaceus* (Macquart) (Fig. 25), *R. scolopacea* (Linnaeus) and *R. tringaria* (Linnaeus) (Stuckenberg 1973, 2001), and, thus, cannot be used alone to distinguish between the genera.



FIGURES 23–25. *Rhagio mystaceus* (Macquart), ♂: 23 — Head, frontal view, 24 — Hypopygium, ventral view, 25 — Wing. Scale line: 0.1 mm.

The posteroventral cercal lobes

The widespread presence of the posteroventral cercal lobes in the female terminalia of

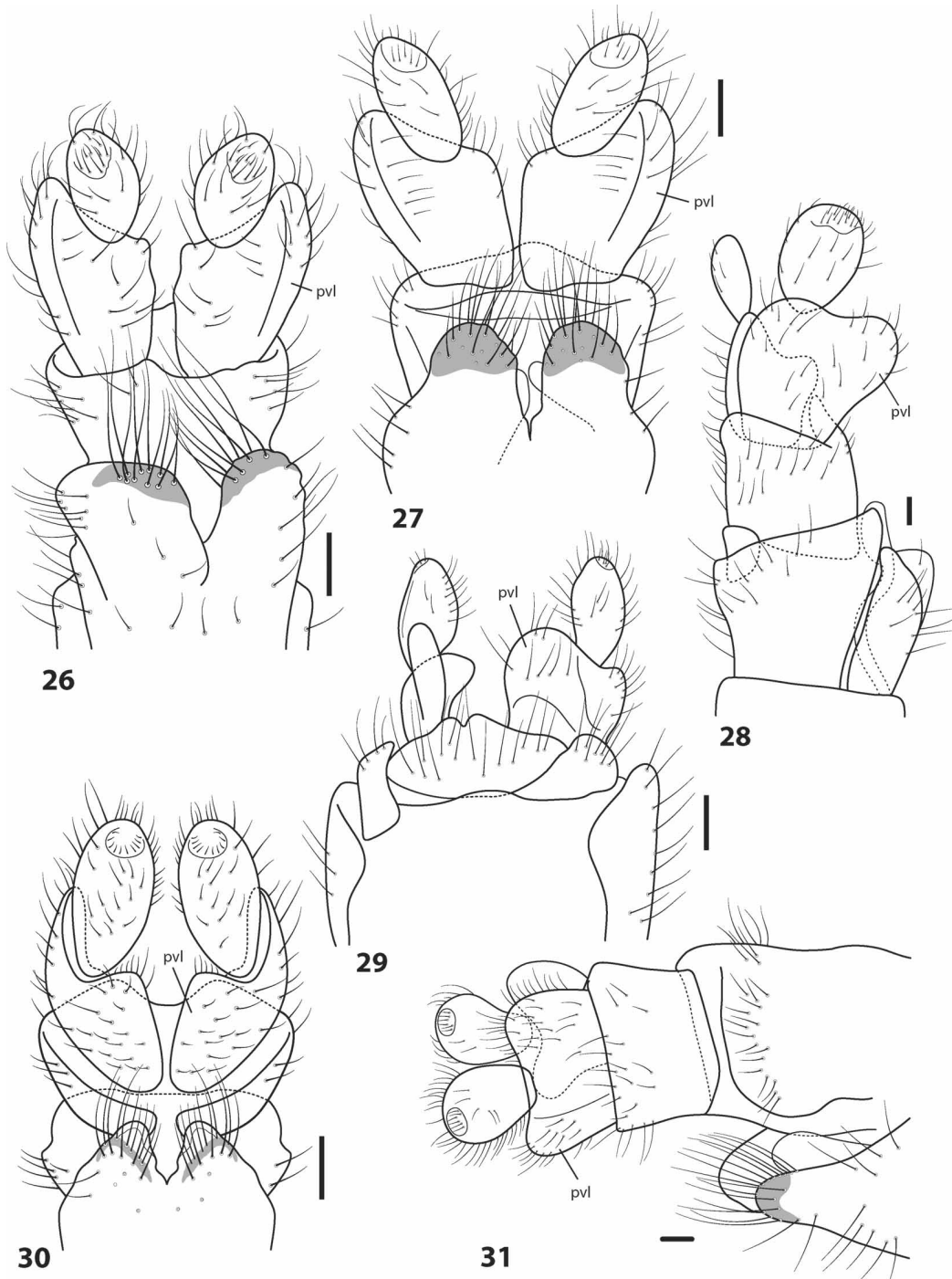
Rhagionidae is controversial in the literature (Woodley 1989, Stuckenberg 2001, Zloty et al. 2005) and still debatable. Woodley (1989) called the structure “strong lateral process” and considered it an autapomorphy of *Pelecorhynchus* Macquart, which would give support for the family rank. In fact, the Pelecorhynchidae is weakly supported and its apomorphic features are not particularly consistent. Stuckenberg (2001) showed that the posteroventral lobes are also present in the rhagionid genera *Rhagio*, *Symphoromyia* Frauenfeld and *Chrysopilus*, and would thus be a synapomorphy of Rhagionidae + *Pelecorhynchus*. This led him to place pelecorhynchids as a subgroup of the Rhagionidae, as done earlier by Nagatomi (1992). Accordingly, Zloty et al. (2005) considered these lobes as homologous throughout the infraorder Tabanomorpha, but absent in Tabanidae and Athericidae.

Both *Neorhagio caligatus* sp.n. and *N. nagatomii* sp. n. clearly possess the posteroventral cercal lobes (Figs. 7–8 and 16–17, respectively). This structure has also been verified in other ongoing studies of the rhagionid genera *Atherimorpha* (Santos 2005), *Arthrotheles* Bezzi, *Chrysopilus*, *Rhagio*, *Spaniopsis* White, and *Symphoromyia* (Figs. 26–31). In all these genera the lobes are projected postero-ventrally and curved inwards towards the median plane, best seen in pinned specimens. A sensorial organ, often in a shallow depression, can be also seen in the apical portion of the distal segment in the cited genera. This is in agreement with Stuckenberg’s view (2001) that the distal segment of the cercus may be associated with oviposition on a terrestrial substrate.

Despite the lack of reliable drawings of the cercal lobes of the other Rhagionidae genera, since the review of the female terminalia of lower Brachycera of Nagatomi & Iwata (1976) is not accurate enough in some of its illustrations of the segments of the cercus, the observations made here reinforce the view that the similarity of the posteroventral lobes in *Pelecorhynchus* and rhagionids is not due to convergence. This primary homology hypothesis ought to be supported by further congruence tests with other characters, which may corroborate the suggestion of a close relationship between Pelecorhynchidae and Rhagionidae, as proposed by Mackerras & Fuller (1942), Nagatomi (1992) and Stuckenberg (2001). It is worth mentioning, however, that the studies of Wiegmann et al. (2000) and Yeates (2002), based respectively on 28S ribosomal gene sequences and on morphological characters, indicated a strong separation between Pelecorhynchidae and Rhagionidae, what keeps the question of the affinities between these two families opened for further discussion.

Acknowledgments

The author would like to thank Dr. Dalton S. Amorim and Guilherme Ribeiro (FFCLRP-USP), and Eirik Rindal (University of Oslo) for criticisms and suggestions on the manuscript, and Maria Isabel P. A. Balbi (FFCLRP-USP) for the preparation of the material. This study was supported by a CAPES fellowship.

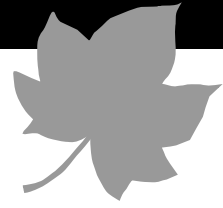


FIGURES 26–31. Female terminalia of Rhagionidae, emphasizing the two-segmented cercus and the posteroventral cercal lobes: 26 — *Atherimorpha lamasi* Santos, ventral view, 27 — *Arthroteles cinerea* Stuckenberg, ventral view, 28 — *Rhagio mystaceus* (Macquart), lateral view, 29 — *Spaniopsis* sp., ventral view, 30 — *Chrysopilus* sp., ventral view, 31 — *Symphoromyia* sp., lateral view. Scale line: 0.05 mm.

References

- Hibbs, P. (2002) Phylogeny of the Rhagionidae *sensu lato* inferred from molecular and morphological evidence. *Proceedings of the 5^o International Congress of Dipterology — Abstracts*, Brisbane, Australia, 101.
- James, M.T. (1968) Family Rhagionidae (Leptidae). *A catalogue of the Diptera of the Americas South of United States. Vol. 29*. Departamento de Zoologia da Secretaria de Agricultura, São Paulo, pp. 12.
- Lindner, E. (1924) Dipterologische Studien. II. Rhagionidae neotropicae. *Konowia*, 3, 65–75.
- Mackerras, I.M. & Fuller, M.E. (1942) The genus *Pelecorhynchus* (Diptera, Tabanoidea). *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 67, 9–76.
- McAlpine, J.F. (1981) Morphology and terminology — adults. In: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators) *Manual of Nearctic Diptera. Vol. I*. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 9–63.
- Mostovski, M.B. (2000) Contributions to the study of fossil snipe-flies (Diptera: Rhagionidae). The genus *Palaebolbomyia*. *Paleontological Journal*, 34 (Supplement 3), 360–366.
- Nagatomi, A. (1982a) Geographical distribution of the lower Brachycera (Diptera). *Pacific Insects*, 24, 139–150.
- Nagatomi, A. (1982b) The genera of Rhagionidae (Diptera). *Journal of Natural History*, 16, 31–70.
- Nagatomi, A. (1984) Male terminalia of the lower Brachycera (Diptera). *Beiträge zur Entomologie*, 34, 99–157.
- Nagatomi, A. (1992) Notes of the phylogeny of various taxa of the Orthorrhaphous Brachycera (Insecta: Diptera). *Zoological Science*, 9, 843–857.
- Nagatomi, A. & Iwata, K. (1976) Female terminalia of lower Brachycera — I. *Beiträge zur Entomologie*, 26, 5–47.
- Philippi, R.A. (1865) Aufzählung der chilenischen Diptera. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gessellschaft in Wien*, 15, 595–782.
- Santos, C.M.D. (2005). First record of genus *Atherimorpha* (Diptera, Rhagionidae) in Brazil, with description of a new species. *Zootaxa*, 1021, 37–43.
- Sinclair, B.J., Cumming, J.M. & Wood, D.M. (1994) Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera - Lower Brachycera. *Entomologica Scandinavica*, 24, 407–432.
- Stuckenberg, B.R. (1973) The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera). *Annals of the Natal Museum*, 21, 649–673.
- Stuckenberg, B.R. (1997) The genus *Chrysopilus* Macquart in the Afrotropics: faunal characteristics, a review of the South African Species, and descriptions of two new species (Diptera: Rhagionidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 18, 234–242.
- Stuckenberg, B.R. (2001) Pruning the tree: a critical review of classifications of the Homeodactyla (Diptera, Brachycera), with new perspectives and an alternative classification. *Studia Dipterologica*, 8, 1–41.
- Wiegmann, B.M., Tsaar, S.-C., Webb, D.W., Yeates, D.K. & Cassel, B.K. (2000) Monophyly and relationships of the Tabanomorpha (Diptera: Brachycera) based on 28S ribosomal gene sequences. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 1031–1038.
- Woodley, N.E. (1989) Phylogeny and classification of the “Orthorrhaphous” Brachycera. In: McAlpine, J. F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators), *Manual of Nearctic Diptera. Vol. III*. Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 1371–1395.
- Yeates, D.K. (2002) Relationships of extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 21, 105–121.
- Zloty, J., Sinclair, B.J. & Pritchard, G. (2005) Discovered in our backyard: a new genus and species of a new family from the Rocky Mountains of North America (Diptera, Tabanomorpha). *Systematic Entomology*, 30, 248–266.

CORRESPONDENCE



On basal clades and ancestral areas

During the last 40 years, historical biogeography has been the arena for an apparently endless struggle: the so-called dispersal versus vicariance debate. It is a widespread view that after the 1970s and early 1980s, vicariance dominated historical biogeographical explanations, with dispersal reduced to biogeographical noise wherein no common pattern is able to elucidate the relationships among the areas under inquiry. Most authors see dispersal events as unique individual narratives that cannot be tested under the light of general patterns (Nelson & Platnick, 1981; Morrone & Crisci, 1995; Llorente *et al.*, 1996; Humphries & Parenti, 1999; but see de Queiroz, 2005, and Cowie & Holland, 2006). Although this seems to be the current state of historical biogeography, it denies the pervasive influence of recently proposed biogeographical methods rooted in dispersal explanations. Morrone (2002) cites three of them: Bremer's ancestral area analysis (Bremer, 1992, 1995; Ronquist, 1994, 1995; Hausdorf, 1998), dispersal-vicariance analysis or DIVA (Ronquist, 1997), and intraspecific phylogeography (Avise *et al.*, 1987; Avise, 2000).

In fact, Morrone (2002) has doubts on the dispersalist nature of DIVA and intraspecific phylogeography because they are both methods that deal with dispersion but admit vicariance to explain distributional patterns (some authors, e.g. Arbogast & Kenagy (2001), advocate another approach, comparative phylogeography, which emphasizes vicariance and comparison among different taxa, and does not take dispersal as an *a priori* explanation). This is not the case for Bremer's ancestral area analysis. Morrone (2002) considers this method a strictly dispersalist procedure, used to find the centre of origin of a taxon. The same critique was made before by Ebach (1999).

It is not the aim of the present correspondence to repeat Ebach's (1999) or Morrone's (2002) argumentation against ancestral area analysis, but to reinforce the criticisms already made, adding the points raised by Krell & Cranston (2004) and Crisp & Cook (2005) concerning the relative position of 'more basal' branches in cladograms, which is critical to Bremer's (1992) analytical procedure.

According to Ebach (1999), central to Bremer's ancestral area analysis is Hennig's (1966) 'progression rule', which assumes that phylogenetically primitive members of a monophyletic group will be found near the centre of origin of that group (Humphries, 1992). In fact, Bremer's approach and the so-called 'progression rule biogeography' (Platnick, 1981) may seem closely related but the two methods are different. As pointed by Bremer (1992), the ancestral area analysis rests on the topological information in the area cladogram only. The consequence of such reasoning is that areas that are positionally plesiomorphic in the taxon-area cladogram (or TAC) are more likely parts of the ancestral areas than positionally apomorphic areas. Ancestral area analysis tries to identify the possibility that a taxon inhabited part of the ancestral area, supposedly allowing the identification of the ancestral area of a group from the topological information of its TAC. The method is based on the comparison of the number of gains of an area on the cladogram, if that area is not part of the ancestral distribution, versus the number of losses of the same area, if it were part of the ancestral distribution (Bremer, 1992). The division of gains over losses results in a ratio. The higher the ratio, the more likely an area is part of the ancestral area. Later, Ronquist (1994, 1995) and Hausdorf (1998) refined Bremer's procedure, establishing that the most repeated (or redundant) area closest to the base of the tree is selected as being part of the ancestral area.

Ebach (1999) uses a hypothetical paralogy-free TAC to explain ancestral area

analysis. An equivalent tree is presented in Fig. 1. The calculation of gains and losses shows that area A has the highest G : L ratio compared to the other areas (A has a G : L value of 1, while B has a G : L value of 0.5, and both C and D have G : L values of 0.33). This way, area A is the most probable ancestral area and, according to Bremer's method, it has to be topologically basal, as stated by the progression rule. Nevertheless, as pointed out by Krell & Cranston (2004), 'a clade branching off near the base is a basal clade, isn't it? Does this make sense? No, it doesn't'. The same thing happens to Bremer's procedure: area A is not the most basal area because the first dichotomy of a cladogram (or a TAC) results in two most basal areas.

It is a fact that every phylogenetic tree has a base, but there is not a single most basal clade because the splits in cladograms are symmetrical, and always result in two sister-groups (if there is a polytomy, however, there are more than two branches for a single node). Because Bremer's (1992) method relies on the same seriously inconsistent theoretical framework of Hennig's (1966) progression rule, the viability of ancestral area analysis as a method is called into question.

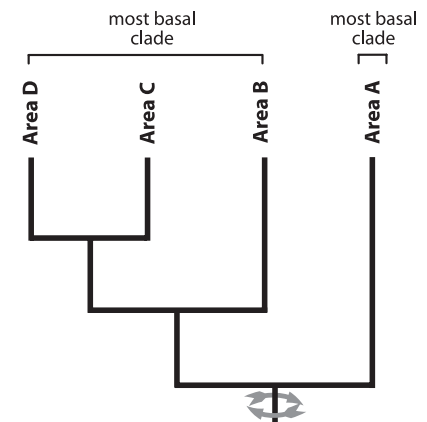


Figure 1 A hypothetical paralogy-free taxon-area cladogram (modified from Ebach, 1999).

In Ebach's (1999) hypothetical example, it is possible to identify two most basal branches: area A and the monophyletic group composed by areas (DC)B. It is impossible to apply the progression rule in this case because there is no such a thing as the most basal clade. The same holds for Bremer's (1992) definition of the ancestral area – both areas A and (DC)B are positionally plesiomorphic in the TAC. Hence, both areas are more likely to be parts of the ancestral area. Bremer (1992, p. 437) states that 'all monophyletic groups originated somewhere in the sense that there was an ancestral area corresponding to the distribution of their ancestor'. Given that we have no way of knowing if any recent area is or is not part of an ancestral area that 'gave birth' to a taxon, we will be forced to say that there is no such a thing as the centre of origin – actually, the centre of origin exists but it is not a perceptible pattern (as defined by Espinosa-Organista *et al.*, 2002). The impossibility of recognizing a centre of origin in nature is directly opposed to the basic principles of dispersalism, which says that higher taxa arise in such a place, where subsequent speciation occurs, and from where they disperse as widely as their physiological abilities allow given the physical conditions of the environment (Morrone & Crisci, 1995). This way, dispersalism seems to be in a tight corner because its theories and methods are built on the notion that there is an ancestral area somewhere, although current dispersalist methods are flawed in reconstructing it. Besides, in the example of Ebach (1999), both areas A and the composite (DB)C have the same age considering that they are the result of the same split event, and there is no temporal reason to ascribe an ancestral condition to one of these areas in detriment of the other.

Bremer's (1992, and subsequent developments) method has been criticized because of its preference for Camin-Sokal parsimony (Ronquist, 1994) and its use of paralogous and conflicting information to establish 'ancestral areas' (Ebach, 1999), as well as its attempt to implement phylogenetic biogeography and Hennig's (1966) progression rule in modern historical biogeography (Morrone, 2002). The ancestral area analysis is even more logically flawed than Ebach (1999) stated because it relies upon a basic misconception about tree topology – the definition of the most basal clade, disregarding the existence of at least two most basal clades in every phylogeny. In order to regain some empirical

integrity in biogeographical studies, dispersalist biogeographers should avoid searching for ancestral areas under the terms proposed by Bremer (1992), Ronquist (1994, 1995, 1997), Hausdorf (1998) and de Queiroz (2005). The resurrection of dispersalism, as de Queiroz (2005) has envisioned, is reactionary and with little (or even no) empirical foundation. Until an appropriate method is found, dispersal will remain nothing more than a series of unique individual narratives that can neither be tested nor discovered.

ACKNOWLEDGMENTS

I would like to thank Adolfo Calor and Guilherme Ribeiro (FFCLRP-USP) for their comments and suggestions. Dr Malte Ebach and two anonymous referees recommended substantial improvements to the manuscript, for which I am sincerely grateful. This research was supported by CAPES.

CHARLES MORPHY D. SANTOS

Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia e Evolução, Av. Bandeirantes, 3900, 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brazil
E-mail: charlesmorphyd@pg.ffclrp.usp.br

REFERENCES

- Arbogast, B.S. & Kenagy, G.J. (2001) Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 819–825.
- Avice, J.C. (2000) *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Avice, J.C., Arnold, J., Ball, R.M., Bermingham, E., Lamb, T., Negel, J.E., Reeb, C.A. & Saunders, N.C. (1987) Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetic and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 489–522.
- Bremer, K. (1992) Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the centre of origin concept. *Systematic Biology*, **41**, 436–445.
- Bremer, K. (1995) Ancestral areas: optimization and probability. *Systematic Biology*, **44**, 255–259.
- Cowie, R.H. & Holland, B.S. (2006) Dispersal is fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography*, **33**, 193–198.
- Crisp, M.D. & Cook, L.G. (2005) Do early branching lineages signify ancestral traits? *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 122–128.

- Ebach, M.C. (1999) Paralogy and the centre of origin concept. *Cladistics*, **15**, 387–391.
- Espinosa-Organista, D.E., Morrone, J.J., Bousquets, J.L. & Villela, O.F. (2002) *Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Hausdorf, B. (1998) Weighted ancestral area analysis and a solution of the redundant distribution problem. *Systematic Biology*, **47**, 445–456.
- Hennig, W. (1966) *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Humphries, C.J. (1992) Cladistic biogeography. *Cladistics – a practical course in systematics* (ed. by P.L. Forey, C.J. Humphries, I.J. Kitching, R.W. Scotland and D.M. Williams), pp. 137–159. Clarendon Press, Oxford.
- Humphries, C.J. & Parenti, L.R. (1999) *Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions*, 2nd edn. Oxford University Press, Oxford.
- Krell, F.-K. & Cranston, P. (2004) Which side of the tree is more basal? *Systematic Entomology*, **29**, 279–281.
- Llorente, J., Papavero, N. & Simões, M.G. (1996) *La distribución de los seres vivos y la historia de la tierra*. Fondo de Cultura Económica, México, DF.
- Morrone, J.J. (2002) El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **61**, 1–14.
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**, 373–401.
- Nelson, G. & Platnick, N. (1981) *Systematics and biogeography, cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Platnick, N. (1981) The progression rule or progress beyond rules in biogeography. *Vicariance biogeography – a critique* (ed. by G. Nelson and D.E. Rosen), pp. 144–150. Columbia University Press, New York.
- de Queiroz, A. (2005) The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 68–73.
- Ronquist, F. (1994) Ancestral areas and parsimony. *Systematic Biology*, **43**, 267–274.
- Ronquist, F. (1995) Ancestral areas revisited. *Systematic Biology*, **44**, 572–575.
- Ronquist, F. (1997) Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, **46**, 195–203.

Editor: P. John Lamshead

optimality criterion to determine areas of endemism. *Syst. Biol.* 51:806-816.

Szumik, C. & P. Goloboff. 2004. Areas of endemism: An improved optimality criterion. *Syst. Biol.* 53:968-977.

Szumik, C. & S. Roig. 2005. Criterio de optimización para áreas de endemismo: el caso de América del Sur Austral. En: Llorente Bousquets J & JJ Morrone (eds) *Regionaliza-*

ción biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: vol. 2: 495-508. Las Pressas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México DF.

Szumik, C.; D. Casagrande & S. Roig. 2006. Manual de NDM/VNDM: Programas para la identificación de áreas de endemismo. <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism/>

A0: FLAWED ASSUMPTION

Charles Morphy Dos Santos

Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Avenida Bandeirantes, 3900, CEP 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brazil; charlesmorphy@pg.ffclrp.usp.br

The aim of cladistic biogeography is to discover biogeographical congruence among taxon-area cladograms and to discover its causes. When patterns from different taxa reveal identical area relationships, a general historical pattern is said to be shared by different groups. Ambiguity, however, is the rule and it prevents common patterns from forming. Incongruence is actually the result of different causes: widespread taxa, paralogous nodes, missing areas, and inadequate methods. Cladistic biogeography is about finding congruent patterns, but little has been said about the causes of ambiguity.

Assumptions 0 (A0; Zandee & Ross, 1987), 1, and 2 (A1 and A2; Nelson & Platnick, 1981) have been used to resolve incongruences. They are interpretations of the relationships between areas, not between taxa. Herein, a hypothetical example was used to test the role of A0 and A2 in solving biogeographical uncertainties. A0 is the most restricted assumption while A2 tries all possible combinations of area relationships in order to resolve conflicting distributional patterns. A1 will not be tested since its results are not as restricted as those from A0 or as wide as those from A2.

In Fig. 1A, species 1 is widely distributed in area A. The first disjunction separates former area A in two areas. A cladogenetic event divides ancestral species 1 into species 2 (distributed in area B) and 3 (distributed in C) (Fig. 1B). The second disjunction separates former area C in two areas - B is not affected and remains with the same endemic taxon (species 2). The disjunction causes

a cladogenesis, and ancestral species 3 gives rise to species 4 and 5, distributed respectively in areas D and E (Fig. 1C). A third disjunction separates former area E in two areas (D is not affected). The event splits ancestral species 5 in species 6 (distributed in area F) and 7 (distributed in G) (Fig. 1D).

The taxonomic relationships between extant species are given by the cladogram 2(4(6 7)). The areagram B(D(F G)) represents the real pattern of relationships between the areas. This areagram describes what really has happened to the areas since the first disjunction - it shows the history of area break-ups and describes the historical disjunction pattern.

Some kinds of events may obscure the real history. After the third vicariance event, for example, a population of species 6 may disperse from F to B (Fig. 1E). Since it is present in two different areas (B and F), species 6 is now considered a widespread taxon. The perceptible pattern of area relationships is given by the areagram B(D(B,F G)) (Fig. 1F). This areagram does not directly reflect the real history of area disjunctions, but merely the pattern revealed by evidences - in real cases we evidently do not know a priori the history of the area or the past events that shaped the region. Solving the ambiguity generated by species 6 is also the aim of historical biogeography. At this point, assumptions are necessary.

Under A0, the presence of taxon 6 in both areas B and F is taken as a synapomorphy shared by these areas, which means A0 "resolves" the ambiguity by adding a "character" shared by the two

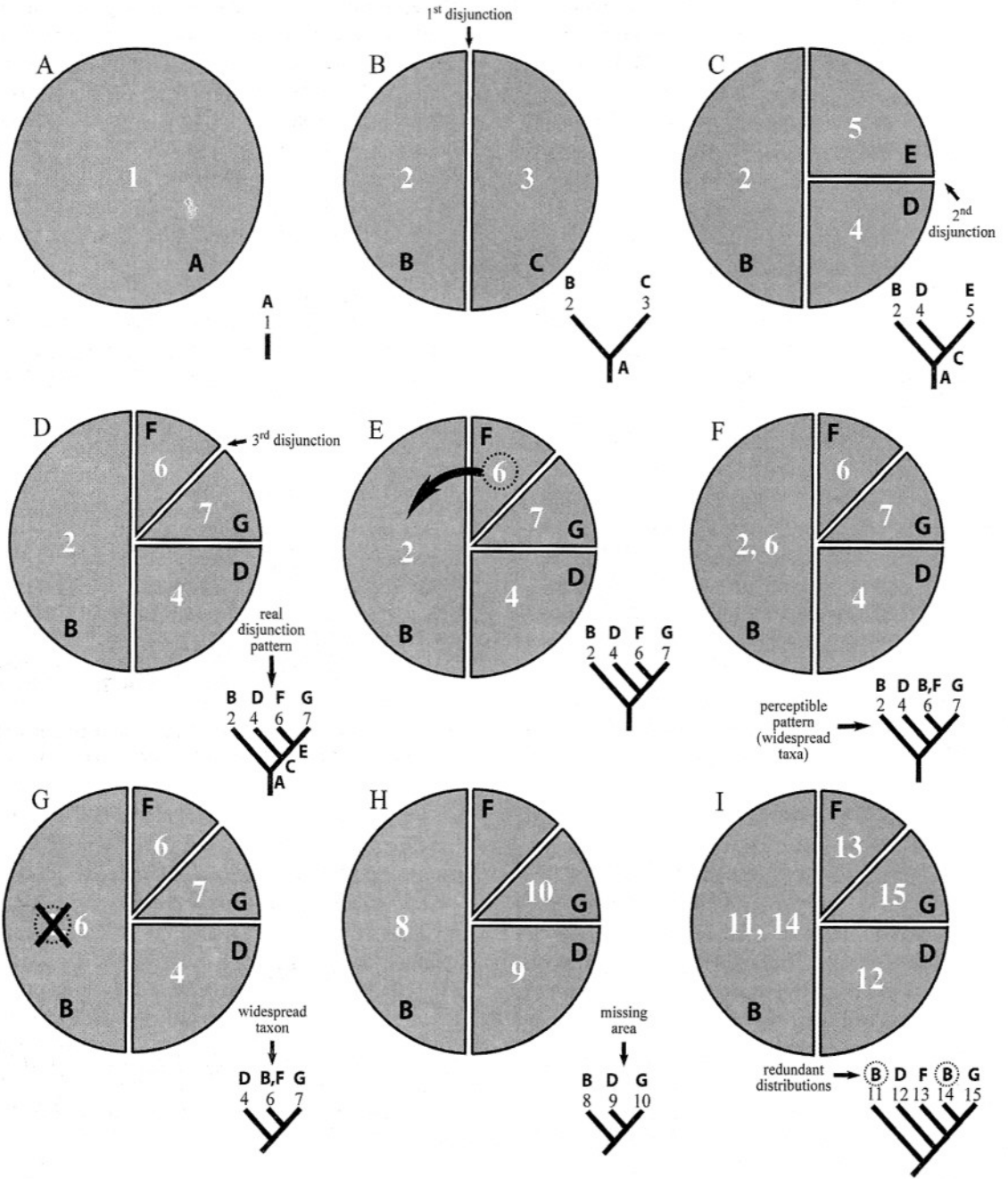


Fig. 1. A-D, the sequence of break-ups of ancestral area A and the associated cladogenetic events. E, a population of species 6 disperses from area F into area B. F, the perceptible pattern shows a widespread taxon (species 6). G, extinction of species 2 in area B. H, area F is missing. I, redundant distribution (area B is duplicated in the areagram).

conflicting areas. The result under A0 is different from the real disjunction pattern: A0 creates a new relationship where there was only conflicting

information. The result is the areagram B(D(G(B F))). The analysis under A2 results in eight possible solutions, two of them identical to the pattern

B(D(F G)). In other words, the real solution is among the possible solutions indicated by the assumption, even though the addition of more taxon-areagrams is needed to "test" for common patterns (Ebach, 2001) and to reduce the analysis to the single, real pattern. This can be done via component analysis (Nelson & Platnick, 1981) or BPA (Brooks et al., 2001).

In Fig. 1G the perceptible pattern is represented by the areagram D(B (F G)), with an widespread taxon 6 distributed in areas B and F - the scenario points to a dispersion event of species 6 from F to B, followed by the extinction of species 2 in the invaded area. Fig. 1H shows an areagram in which F is missing - the perceptible pattern is B(D G). In Fig. 1I, there is a redundant distribution, since B is duplicated in the areagram B(D(F(B G))).

A general pattern consistent with the true history is obtained with component analysis after A2 - the areagram shared by the three situations is the same as Fig. 1D. Under A0, followed by primary BPA, the resultant patterns D(G(F B)) and D(F(G B)) are not in accordance with the sequence of Fig. 1D. A component analysis applying A0 is similar to BPA in both procedures and results.

Although conceived to recover the history hidden in the current perceptible pattern, A0 and BPA

add spurious information to incongruent distributions, resulting in conflicting and unrealistic results. On the other hand, A2 does not explain the sources of ambiguity, but directs the analysis to find a common pattern among different areagrams, treating "uninformative" information as primarily non-congruent. In the hypothetical scenario the multiple solutions provided by A2 are better than the pattern generated by A0. A0 and BPA were not able to depict the correct history in this simple example. What to expect in other situations? The discussion reinforces the view that A0 and BPA should be seen with caution if the purpose is to unveil scientifically the hidden biogeographical history of taxa.

BIBLIOGRAPHY

- Brooks, D. R.; M. G. P. Van Veller & D. A. McLennan. 2001. How to do BPA, really. *J. Biogeogr.* 28: 345-358.
- Ebach, M.C. 2001. Extrapolating cladistic biogeography: a brief comment on van Veller et al. (1999, 2000, 2001). *Cladistics* 17: 383-388.
- Nelson, G. & N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. New York: Columbia University Press.
- Zandee, M. & M. C. Roos. 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305-332.

ÁREAS DE ENDEMISMO DE LOS MAMÍFEROS DE MÉXICO: REANÁLISIS Y COMPARACIÓN CON ESTUDIOS PREVIOS

Tania Escalante¹, Claudia Szumik² & Juan J. Morrone¹

¹Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México; tee@ibiologia.unam.mx (autor correspondiente).

²Instituto Superior de Entomología (INSUE, CONICET) Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, 4000 Tucumán, Argentina.

México cuenta con 14 provincias biogeográficas, una zona de transición y dos regiones (Morrone, 2005). En los últimos años se han realizado estudios con la finalidad de probar si es posible recuperar estas provincias biogeográficas, zona de transición y regiones mediante métodos cuantitativos. Éste es el caso de los estudios realizados con mamíferos donde aplicando un Análisis de Parsimonia de

Endemismos (PAE; Morrone, 1994) se obtuvieron las provincias biogeográficas de Baja California, Chiapas, Istmo de Tehuantepec y Península de Yucatán (Escalante et al., 2003). Más recientemente, se aplicaron modelos de nicho ecológico proyectados como las áreas de distribución potencial de las especies y posteriormente un PAE de manera que se logró caracterizar otras cuatro provincias biogeo-



***Chrysopilus* (Diptera: Rhagionidae) from Brazil: redescription of *Chrysopilus fascipennis* Bromley and description of eleven new species**

CHARLES MORPHY D. SANTOS¹ & DALTON DE SOUZA AMORIM²

Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia e Evolução, Av. Bandeirantes, 3900, 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brazil.

E-mail: ¹charlesmorphy@pg.ffclrp.usp.br, ²dsamorim@usp.br

Table of contents

| | |
|--|----|
| Abstract | 1 |
| Introduction | 2 |
| Material and methods | 3 |
| <i>Chrysopilus</i> Macquart | 3 |
| Key to the Brazilian species of <i>Chrysopilus</i> | 4 |
| <i>Chrysopilus balbii</i> sp. n. | 5 |
| <i>Chrysopilus orphnopterus</i> sp. n. | 7 |
| <i>Chrysopilus capillosus</i> sp. n. | 9 |
| <i>Chrysopilus plaumanni</i> sp. n. | 11 |
| <i>Chrysopilus semipictus</i> sp. n. | 14 |
| <i>Chrysopilus vitreus</i> sp. n. | 15 |
| <i>Chrysopilus microphallus</i> sp. n. | 19 |
| <i>Chrysopilus camargoi</i> sp. n. | 19 |
| <i>Chrysopilus hyalinus</i> sp. n. | 23 |
| <i>Chrysopilus phaeopterus</i> sp. n. | 25 |
| <i>Chrysopilus caligatus</i> sp. n. | 27 |
| <i>Chrysopilus fascipennis</i> Bromley | 30 |
| Final comments | 30 |
| Acknowledgements | 32 |
| References | 32 |

Abstract

Chrysopilus Macquart is the most diverse genus of Rhagionidae (Diptera, Brachycera), widespread in distribution, encompassing all biogeographical regions. A taxonomic revision of the Brazilian *Chrysopilus* is made, with the description of 11 new species – *C. balbii* **sp. n.**, *C. caligatus* **sp. n.**, *C. camargoi* **sp. n.**, *C. capillosus* **sp. n.**, *C. hyalinus* **sp. n.**, *C. microphallus* **sp. n.**, *C. orphnopterus* **sp. n.**, *C. phaeopterus* **sp. n.**, *C. plaumanni* **sp. n.**, *C. semipictus* **sp. n.**, and *C. vitreus* **sp. n.** – and the redescription of *C. fascipennis* Bromley.

Key words: *Chrysopilus*, Rhagionidae, Brachycera, Diptera, Neotropics, taxonomy

Introduction

The dipteran family Rhagionidae (Brachycera, Tabanomorpha) is distributed worldwide, with 22 extant genera and about 500 described species (Nagatomi 1982a,b, Santos 2005, 2006). The rhagionids are medium to large-sized flies (from 4.0 to 15.0 mm), leaf-perching inhabitants of herbage and shrubbery in humid tropical forests and woodlands. The fossil record is still poorly known, and the early evolution of the family is uncertain. The Rhagionidae are among the most primitive lower Brachycera, exhibiting many plesiomorphic character states, and probably date back to Triassic (Zhang *et al.* 2006, Krzeminski & Krzeminska 2003). Some Jurassic fossils of the family have been described, such as *Palaeobolbomyia* Kovalev, from Lower Jurassic of Gondwana (Mostovski 2000), and *Sinorhagio* Zhang, Yang and Ren, from the Middle Jurassic Daohugou Formation of Inner Mongolia (Zhang *et al.* 2006). Another Lower Jurassic genus, *Taschigatra* Mostovski & Jarzembowski, was first placed within Rhagionidae (Mostovski & Jarzembowski 2000), but the fossil is known only from an isolated wing, very plesiomorphic for a number of tabanomorph features. Other rhagionid Jurassic fossils are known from the Kazakhstan (Rohdendorf 1938), Siberia (Kovalev 1981) and China (Zhang 1993).

Conclusions on the boundaries of the family and the cladistic relationships within the Rhagionidae are still wanting (James & Turner 1981, Woodley 1989, Stuckenberg 2001, Hibbs 2002, Yeates 2002, Santos 2005, 2006). The monophyly of the current genera placed in the Rhagionidae is debatable, as well as the reliability of its synapomorphies. Historically, the family has included a large number of genera (James & Turner 1981) which are now accepted to be more related to other families of lower Brachycera (Stuckenberg 1973, Nagatomi 1982b). Stuckenberg (2001), in his classification of the Homoeodactyla (Diptera, Brachycera), split the Rhagionidae *s.l.* into three monophyletic components, namely Rhagionidae *s.s.*, Spaniidae and Austroleptidae. In Rhagionidae *s.s.*, Stuckenberg (2001) placed the genera *Alloleptis* Nagatomi & Saigusa, *Arthroceras* Williston, *Arthroteles* Bezzi, *Atherimorpha* White, *Bolbomyia* Loew, *Chrysopilus* Macquart, *Desmomyia* Brunetti, *Pelecorhynchus* Macquart, *Rhagina* Malloch, *Rhagio* Fabricius, *Schizella* Bezzi, *Solomomyia* Nagatomi, *Stylospania* Frey, and *Symphoromyia* Frauenfeld. The following genera were placed in Spaniidae: *Spania* Meigen (including *Archicera* Szilády; see Nagatomi 1982b), *Litoleptis* Chilcott, *Spaniopsis* White, *Spatulina* Szilády, and *Ptiolina* Zetterstedt. Austroleptidae includes the single genus *Austroleptis* Hardy. *Neorhagio* Lindner was excluded from Stuckenberg's (2001) classification without further explanations. Santos (2006) accepted it as a valid genus close to *Rhagio*.

The monophyly of Spaniidae *sensu* Stuckenberg was not supported by the molecular and morphological analyses by Hibbs (2002). The molecular analysis performed by Wiegmann *et al.* (2000) based on 28S rDNA retains the monophyly of the Rhagionidae *s.l.*, as was also the case of Yeates' (2002) and Sinclair's (1992) studies, both based on morphological characters, the former on general imaginal characters, the later on larval mouthparts. These analyses, however, were performed using a limited sample of genera of the family, which keeps the relationships within the Rhagionidae as an open question. Moreover, as pointed out by Amorim & Rindal 2007, limited within-clade sampling strongly challenges our ability to properly establish the phylogenetic position of a clade at higher levels.

Only four Rhagionidae genera have been reported from the Neotropical region: *Atherimorpha* (Argentina, Brazil and Chile), *Neorhagio* (Chile and Mexico), *Rhagio* (Mexico) and *Chrysopilus* (the whole Neotropics) (James 1968, 1975, Nagatomi 1982 a,b, Santos 2005, 2006). The bulk of the diversity of Neotropical rhagionids is composed by *Chrysopilus*.

Chrysopilus is the most diverse Rhagionidae genus (286 described species) and it is well represented in all biogeographical regions (Stuckenberg 1997). The earliest records of *Chrysopilus* are from England Eocene/Oligocene compression fossils and from Baltic Eocene/Oligocene amber (Evenhuis 1994). Nevertheless, considering the present widespread distribution of the genus and the rather diversified assemblage of Jurassic rhagionids, Nagatomi (1982a) suggested a more ancient origin for *Chrysopilus*, maybe in the Middle Jurassic,

when continents were still united in the supercontinent Pangea. Amorim & Silva (2002) and Yeates (2002) also accept this position. In a recent paper, Mostovski *et al.* (2003) redescribed the Lower Cretaceous rhagionid *Simulidium priscum* Westwood, constituted of a single wing impression, observing that it greatly resembles extant *Chrysopilus*, despite some differences in the shape of R_{2+3} . Actually, R_{2+3} varies considerably in recent species, as can be seen in the descriptions below. If *Simulidium priscum* fits within *Chrysopilus*, this would shift the origin of the latter genus back at least to the Cretaceous.

There are 60 described species of *Chrysopilus* from the Neotropical Region. The most recent studies dealing with the Neotropical fauna of the genus were published by Coscarón & Coscarón (1995), who worked with a large number of species from a tropic humid region of the oriental Andes, and by Coscarón & Coscarón (2005), who described a new species from Brazil, *Chrysopilus marumbiensis* Coscarón & Coscarón, and redescribed *Chrysopilus consanguineus* Schiner. There are six known, previously described species occurring in Brazil: *Chrysopilus caducus* (Wiedemann), *Chrysopilus fascipennis* Bromley, *Chrysopilus lineatus* Lindner (all three from the Amazon region), *Chrysopilus calopterus* Schiner, *Chrysopilus consanguineus* (both from the State of Rio de Janeiro), and *Chrysopilus marumbiensis* (from the State of Paraná).

In this paper, 11 new species of *Chrysopilus* are described and illustrated, and *Chrysopilus fascipennis* is redescribed, with special emphasis on wing, male and female terminalia morphology. An identification key to the Brazilian new species of *Chrysopilus* is also presented.

Material and methods

The material examined in this study belongs to the collections of the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZSP, São Paulo, SP, Brazil) and of the American Museum of Natural History (AMNH, New York, NY, USA). Drawings of the maxillary palpus, wing, and terminalia were prepared after dissection, clearing and mounting parts onto semi-permanent slides. GPS coordinates are approximate. The terminology used here follows McAlpine (1981) and Sinclair *et al.* (1994). Abbreviations used in figures are: a, aedeagus; ag, aedeagal guide = ventral plate; an, anal cell; ar, arista; b, basal cell; br, basal radial cell; C, costal vein; c, costal cell; ce, cercus; cl, clypeus; cup, posterior cubital cell; d, distal cell; ej ap, ejaculatory apodeme; en proc, endoaedeagal process; ff, first flagellomere; gc ap, gonocoxal apodeme; gc, gonocoxite; gs, gonostylus; hyp val, hypogynial valve; lat ej proc, lateral ejaculatory process; m-cu, crossvein m-cu; m-m, crossvein m-m; m pal, maxillary palpus; o, ocellus; oc, occiput; ot, ocellar tubercle; par, paramere; par ap, parameral apodeme; pe, pedicel; pt, pterostigma; r, radial cell; s, sternite; Sc, subcostal vein; sc, subcostal cell; scp, scape; sens org, sensorial organ; spm sac, sperm sac; t, tergite.

Chrysopilus Macquart

Chrysopilus Macquart, 1826: 403. Type-species: *Rhagio diadema* (Fabricius) (Westwood 1840: 134). Ref. – Curran 1931 (partial key)

Diagnosis. Male eyes contiguous medially; scape and pedicel wider than long, first flagellomere longer than wide, arista slender and long; one-segmented maxillary palpus; clypeus bulbous protruded, with setae in some species; scutellum rounded apically, postscutellum not curved; sc ending in C beyond fork of Cu and r-m, R_1 and R_{2+3} ending separately in C, R_{4+5} fork almost in a right angle, discal cell between the origin of R_{4+5} and fork of R_{4+5} , posterior cubital cell closed; tibial spur 0:2:1; female abdomen tapered posteriorly, male abdomen thinner than female; gonocoxite fused to the hypandrium, tergite IX undivided, concave basally; female tergites IX and X divided, cercus two-segmented, posteroventral cercal lobes in proximal segment, genital fork acuminate anteriorly, sternite VIII elongated, with a deep mesal cleft distally.

Key to the Brazilian species of *Chrysopilus*

This key excludes *C. caducus*, *C. lineatus* and *C. calopterus*, which descriptions are insufficient for their inclusion here. *Chrysopilus marumbiensis* and *C. consanguineus* (redescribed in Coscarón & Coscarón 2005) are included in the key.

- 1 Wing completely hyaline except for stigmal spot 2
- Wing with at least part of the membrane grayish to brown fumose 4
- 2(1) Ejaculatory apodeme short, no longer than half of the terminalia
 (Southern Brazil) *Chrysopilus marumbiensis* Coscarón & Coscarón
- Ejaculatory apodeme long, reaching or exceeding the base of the terminalia 3
- 3(2) Apex of R_4 straight, without distal curvature; R_{2+3} with strong distal sinuosity; small stigmal spot (Figure 66); gonocoxal apodemes long (Southeastern Brazil) *Chrysopilus hyalinus* **sp. n.**
- Apex of R_4 with slight slight distal curvature; R_{2+3} with wide sinuosity; wide stigmal spot, reaching C (Figure 43); gonocoxal apodeme not very long (Guyanian Shield) *Chrysopilus vitreus* **sp. n.**
- 4(1) Wing about three times longer than wide 5
- Wing about two times longer than wide 6
- 5(4) Apex of gonostylus acuminate (Figure 55); wing membrane light brown, darker apically and along some basal veins; R_{4+5} fork angle smaller than 90° ; wide stigmal spot, reaching R_{2+3} , C, and subcostal cell (Figure 52); ejaculatory apodeme long (Southern Brazil) *Chrysopilus microphallus* **sp. n.**
- Gonostylus truncated (Figure 79); wing membrane homogeneously brownish; R_{4+5} fork almost in a right angle; small stigmal spot, not reaching R_{2+3} or C (Figure 75); ejaculatory and gonocoxal apodemes long, both exceeding base of terminalia (Guyanian Shield) *Chrysopilus phaeopterus* **sp. n.**
- 6(4) Wing with distinctive dark brown apical band (Figure 34)
 (Southeastern Brazil) *Chrysopilus semipictus* **sp. n.**
- Wing without distinctive dark brown apical band 7
- 7(6) Wing transparent, with some brownish portions or banded; CuA_2 reaching A_1 far from margin 8
- Wing not well transparent; CuA_2 reaching A_1 very close to the margin 9
- 8(7) Discal cell wide (Figure 25); wing membrane brownish along most veins, brown areas slender along basal veins; gonostylus long, rounded distally, middle portion slightly swollen, with a clump of setae (Figure 29) (Southern Brazil) *Chrysopilus plaumanni* **sp. n.**
- Discal cell not so wide (Figure 10); wing membrane uniformly brownish, darker at distal third; gonostylus swollen, slightly acuminate distally (Figure 13)
 (Southeastern Brazil) *Chrysopilus orphnopterus* **sp. n.**
- 9(7) Wing with distinctive dark brown distal band 10
- Wing without distinctive dark brown distal band 11
- 10(9) Wing dark brown distally to an imaginary transverse line in front of radial and medial crossveins; gonostylus subtrapezoidal (Southern Brazil) *Chrysopilus consanguineus* Schiner
- Wing dark brown distally to an imaginary transverse line in front of radial but not on medial crossveins (Figure 57); gonostylus long, slightly rounded distally
 (Southeastern Brazil) *Chrysopilus camargoi* **sp. n.**
- 11(9) R_{2+3} reaching C contiguous to R_1 12
- R_{2+3} reaching C not contiguous to R_1 13
- 12(11) Wing brownish near posterior margin and at surroundings of crossveins; R_4 almost straight, reaching margin without sinuosity; first flagellomere reniform (Figure 2), golden yellow; only two long setae on hypoginial valves (Figure 8) (Southeastern Brazil) *Chrysopilus balbii* **sp. n.**
- Wing membrane with three brownish stripes (Figure 95); R_4 reaching margin with strong sinuosity;

- first flagellomere conical, shorter than pedicel, brown (Figure 97).....
 (Amazonian Basin) *Chrysopilus fascipennis* Bromley
 13(11) Gonostylus long, distally acuminate, with a bunch of strong basal bristles (Figures 18–19)
(Southeastern Brazil) *Chrysopilus capillosus* sp. n.
 - Gonostylus swollen, slightly rounded distally, without strong basal bristles (Figure 88).....
 (Southeastern Brazil) *Chrysopilus caligatus* sp. n.

***Chrysopilus balbii* sp. n.**

Figures 1–9

Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of São Paulo, Salesópolis, Estação Biológica Boracéia, 23° 39'S 45° 44'W, 29/V/1968, Nelson Papavero col. (MZSP); paratypes: 1 ♀, State of Rio de Janeiro, Parque Nacional Itatiaia, Fazenda Serra, 22° 20'S 44° 35'W, VIII/1946, Barreto col. (MZSP); 1 ♀, State of Rio de Janeiro, Parque Nacional da Tijuca, 22° 55'S-23° 01'S 43° 12'-43° 19'W, 24/IX/1958, Cida col. (MZSP); 1 ♀, State of Rio de Janeiro, Nova Friburgo, Mury, 22° 10'S 42° 19'W, XII/1965, Gred & Guimarães cols. (MZSP); 1 ♀ State of São Paulo, Ribeirão Grande, Pq. Est. Intervales, Barra Grande, 24° 12'S–24° 32'S 48° 03'W–43° 32'W, 10-13/XII/2000, M.T. Tavares & eq. cols. (MZSP); 1 ♀ State of São Paulo, Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, 23° 21' 43''S 44° 49'22''W, 24/I/2002, N.W. Perioto & eq. cols. (MZSP); 2 ♀, State of São Paulo, Salesópolis, Estação Biológica Boracéia, 23° 39'S 45° 44'W, 18/XI/1964, Rabello col. (MZSP); 2 ♀, State of São Paulo, São Vicente, Fazenda Barreiras, 23° 57'S 46° 23'W, I/1945, M. Carrera col. (MZSP); 1 ♀, State of São Paulo, São Paulo, Serra da Cantareira (Chapadão), 23° 19'S 46° 35'W, IV-1946, M. P. Barreto col. (MZSP); 1 ♀, State of São Paulo, Guarujá, 23° 59'S 46° 15'W, 25-30/I/1941, M. Carrera col. (MZSP); 2 ♂, State of São Paulo, Caraguatatuba, 23° 39'S 45° 25'W, II/1946, G. Ramalho col. (MZSP); 4 ♀ and 2 ♂, State of Santa Catarina, Nova Teutônia, 27° 11' S 52° 23' W, 300-500 m, X/1970-XII/1972, Fritz Plaumann col. (MZSP).

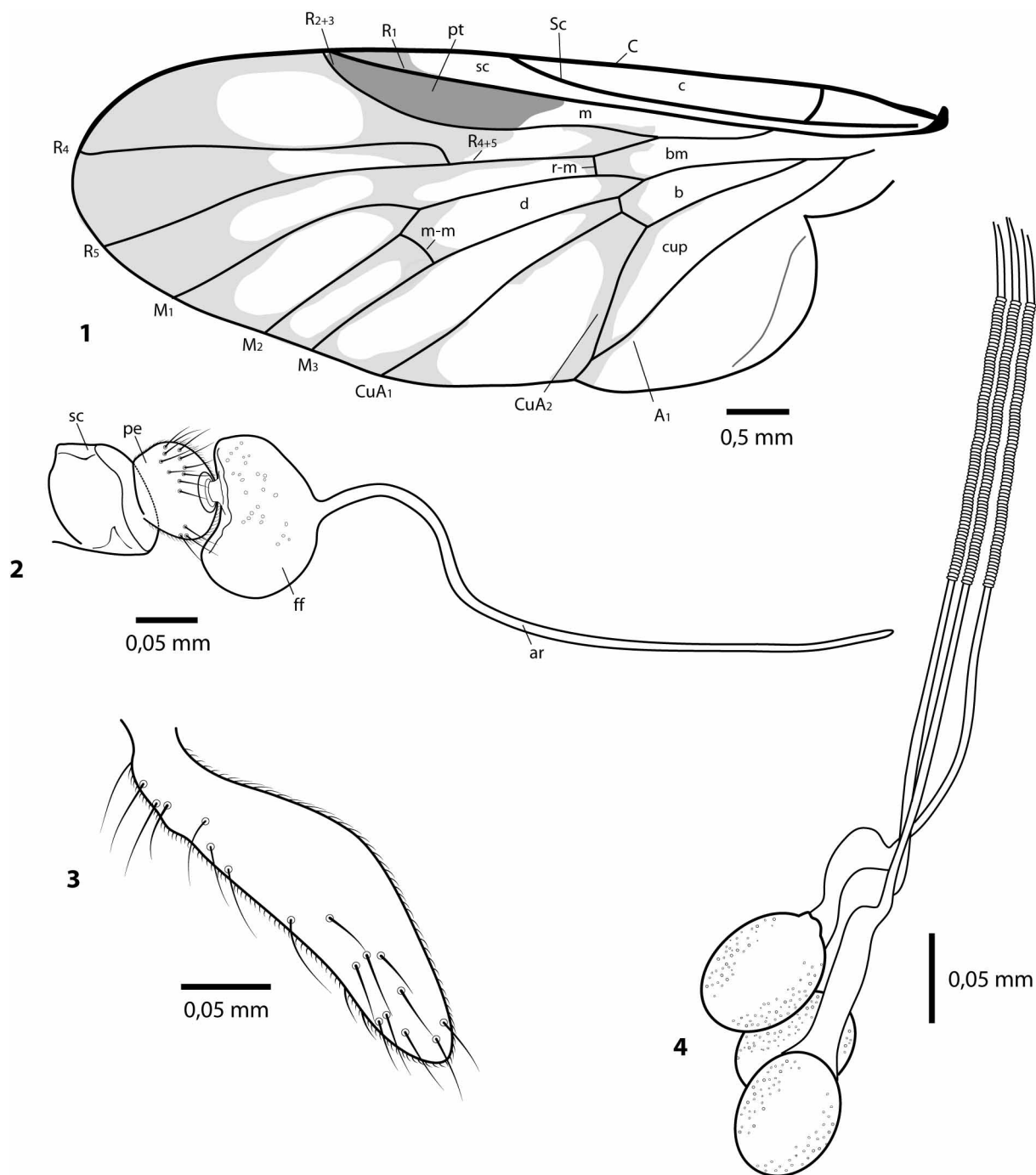
Diagnosis. First flagellomere reniform, golden yellow; wing brownish near posterior margin and around crossveins, male cercus golden yellow; female hypogynial valves of sternite VIII with only two long setae.

Male. Body length, 8.8–9.5 mm. Wing length, 6.5–7.0 mm. General color dark brown. Eyes black, homogeneous facets, ocellar tubercle dark gray, ocelli green. Gena and clypeus grayish to brown, clypeus with dark setae. Antenna brown, except for golden yellow first flagellomere; scape bare, as long as pedicel; pedicel oval; first flagellomere reniform, longer than scape (Figure 2). Maxillary palpus long, medially enlarged (Figure 3). Proboscis and labella brownish yellow to brown. Occiput gray, with silvery iridescent setae.

Thorax brown, scutellum lighter, with scarce golden setae. Halter stem dark brown, knob brownish yellow. Legs brown. Wing brownish near posterior margin and around crossveins (Figure 1); pterostigma long, reaching C; R₂₊₃ reaching C close to R₁, without distal sinuosity; R₄ forking with almost right angle, short appendage on R₄ present in some specimens; CuA₂ and A₁ fusing far from margin; crossvein m-m not far from origin of M₂.

Abdomen brownish yellow, yellow stripes on tergites 1–2. Gonocoxite and gonostylus brownish yellow; terminalia wider than long; gonostylus long, rounded distally; aedeagus short; ejaculatory and gonocoxal apodemes long, the former reaching base of terminalia; lateral ejaculatory process wide, projected obliquely (Figure 5); meso-anterior incision of tergite IX short (Figure 6); cercus golden yellow.

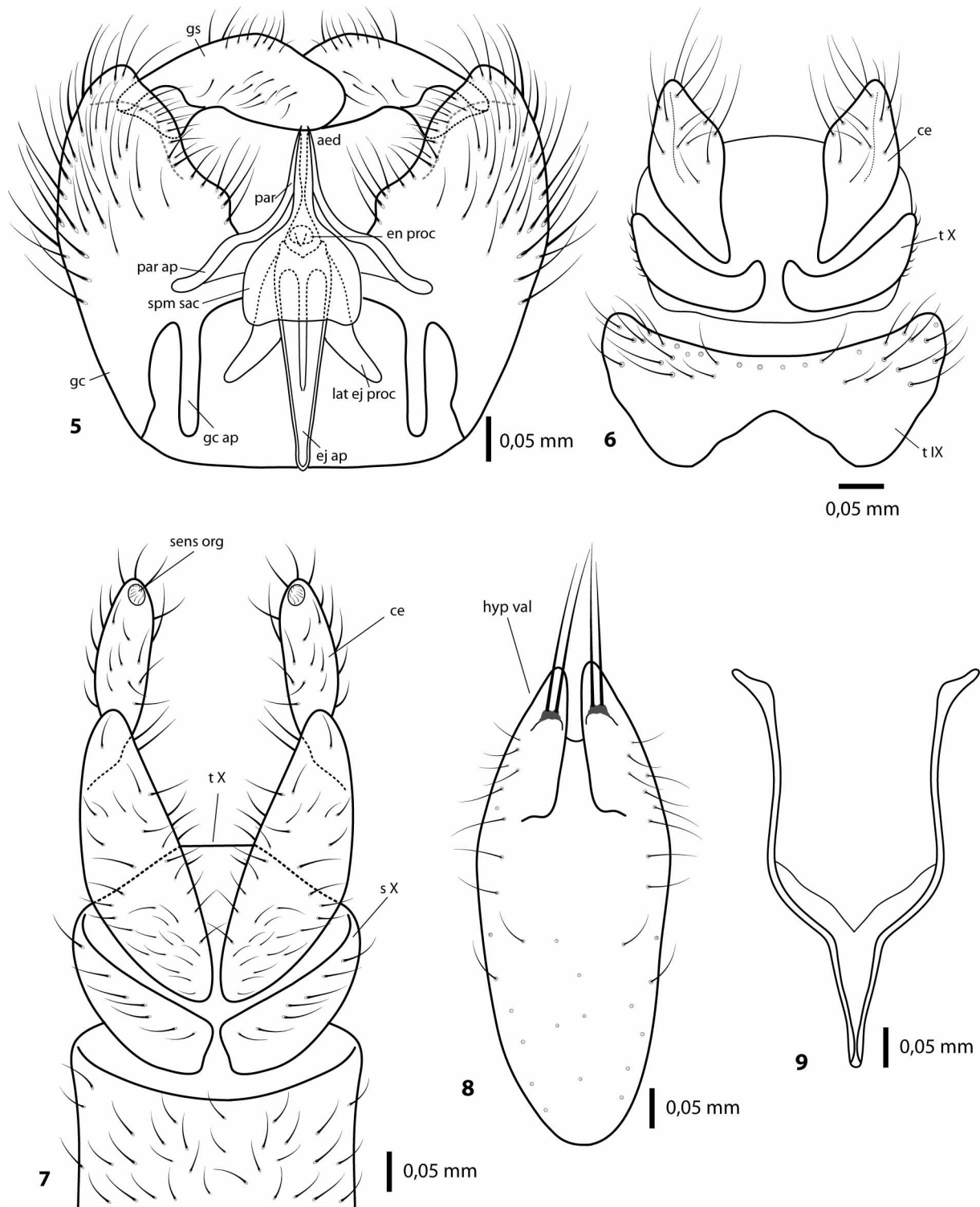
Female. Body length, 9.0–11.7 mm. Wing length, 7.8–10.0 mm. Thorax and abdomen similar to male. Anterior margin of sternite VIII acuminate, hypogynial valves with only two long setae (Figure 8); genital fork (sternite IX) with anterior end strongly acuminate, distal apodeme short (Figure 9); cercus two-segmented, distal segment quite elongated (Figure 7); common spermathecal ducts short, spermathecal ducts long; spermathecae spherical (Figure 4).



FIGURES 1–4. *Chrysopilus balbii* sp. n., male holotype: 1 — Wing, 2 — Antenna, 3 — Maxillary palpus, female paratype: 4 — Spermatheca.

Distribution. *Chrysopilus balbii* sp. n. is widely distributed in southern and southeastern Brazil, occurring from Santa Catarina to Rio de Janeiro. Some females found in Anápolis, State of Goiás, are similar to *C. balbii*, but these need further examination, since males from that area are not known and the terminalia of these females were not dissected.

Etymology. This species is named after Maria Isabel Protti de Andrade Balbi, biologist of the Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, who has been extremely important for the formation of many dipteran students and researchers.

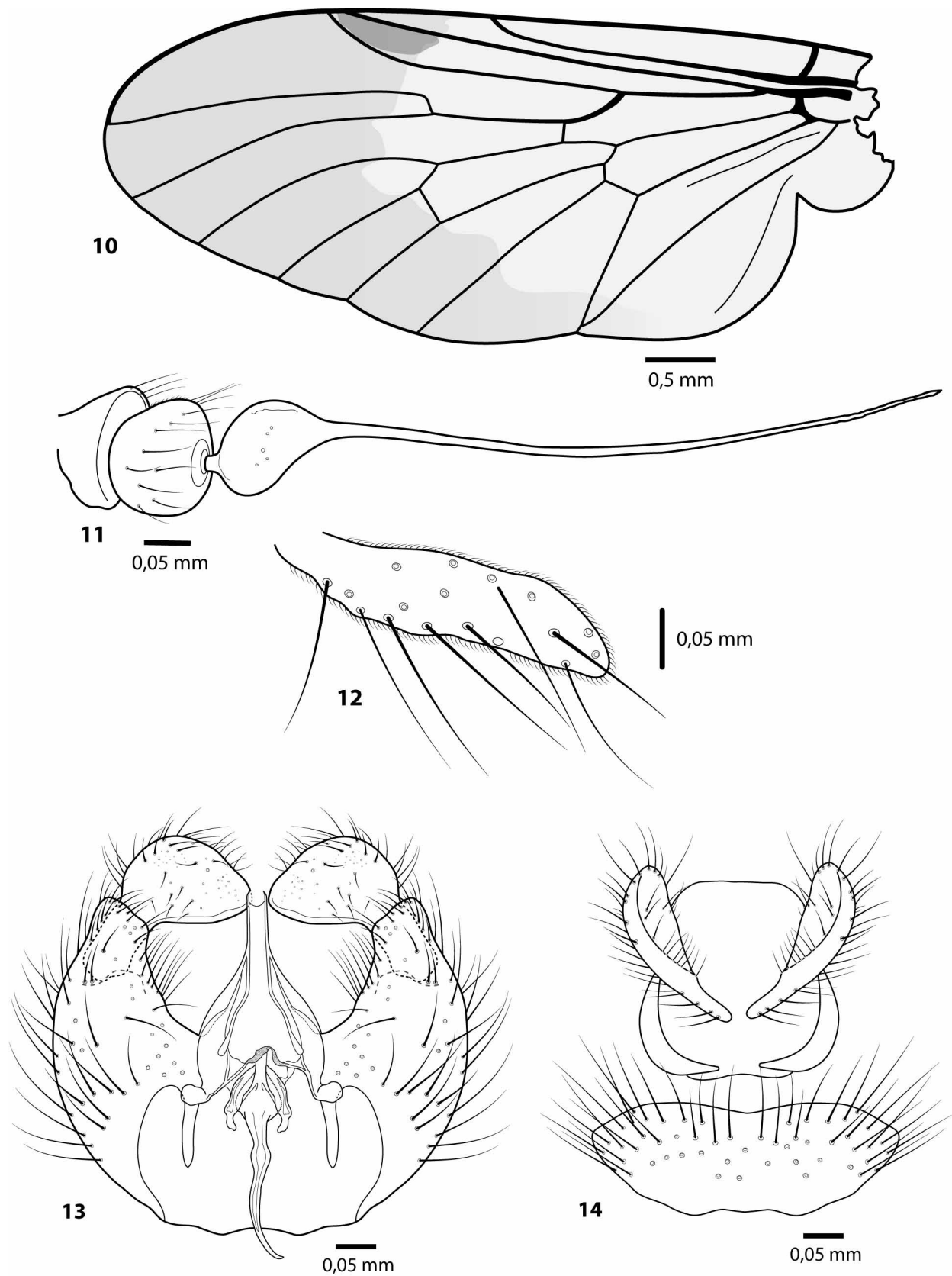


FIGURES 5–9. *Chrysopilus balbii* sp. n., male holotype: 5 — Terminalia, dorsal view, 6 — Terminalia, dorsal view, female paratype: 7 — Terminalia, ventral view, 8 — Sternite VIII, ventral view, 9 — Genital fork (S IX).

***Chrysopilus orphnopterus* sp. n.**

Figures 10–14

Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of São Paulo, Ilha dos Búzios, 23° 48'S 45° 09'W, 16/X-4/XI/1963, Exp. Dep. Zool. cols. (MZSP); 1 ♂ paratype, same as holotype (MZSP).



FIGURES 10–14. *Chrysopilus orphnopterus* sp. n., male holotype: 10 — Wing, 11 — Antenna, 12 — Maxillary palpus, 13 — Terminalia, dorsal view, 14 — Terminalia, dorsal view.

Diagnosis. Wing membrane uniformly brownish, darker at distal third; CuA₂ and A₁ fusing close to margin; yellow stripe on distal portion of abdominal segments 1-5; gonostylus swollen, slightly acuminate distally, with short setae; ejaculatory apodeme long, exceeding base of terminalia.

Male. Body length, 8.8–9.0 mm. Wing length, 5.5 mm. General color yellowish brown. Eyes brown, facets homogenous, ocellar tubercle grayish brown, ocelli red. Gena dark gray. Clypeus yellowish, bare. Antenna golden to brownish yellow; scape with setae, half the length of pedicel; pedicel approximately spherical; first flagellomere suboval, shorter than pedicel (Figure 11). Maxillary palpus long, slightly enlarged (Figure 12). Proboscis and labella yellowish. Occiput gray, with silvery iridescent setae.

Thorax brownish yellow, with golden setae. Halter bare, dark brown stem, and yellow tip. Coxae and femora yellowish, with golden setae; tibiae darker than femora. Wing membrane uniformly brownish, darker at distal third (Figure 10); small pigmented pterostigma; R₂₊₃ reaching C far from R₁, not sinuous distally; R₄ forking with almost right angle, R₄ without short appendage nor distal curvature; CuA₂ and A₁ fusing close to margin; crossvein m-m not far from origin of M₂.

Abdomen brown, yellow stripes distally on tergites 1-5. Gonocoxite and gonostylus brownish yellow; gonocoxite wider than long; gonostylus swollen, slightly acuminate distally, covered with short setae; aedeagus long; ejaculatory apodeme long, exceeding base of terminalia; lateral ejaculatory process parallel; gonocoxal apodeme short (Figure 13); meso-anterior incision of tergite IX absent (Figure 14); cercus golden yellow.

Female. Unknown.

Distribution. This species is presently known only from the type-locality.

Etymology. The species name comes from the Greek words *orphnos*, for dusky, and *pteron*, for wing, as a reference to the brownish color of the wing.

***Chrysopilus capillosus* sp. n.**

Figures 15–24

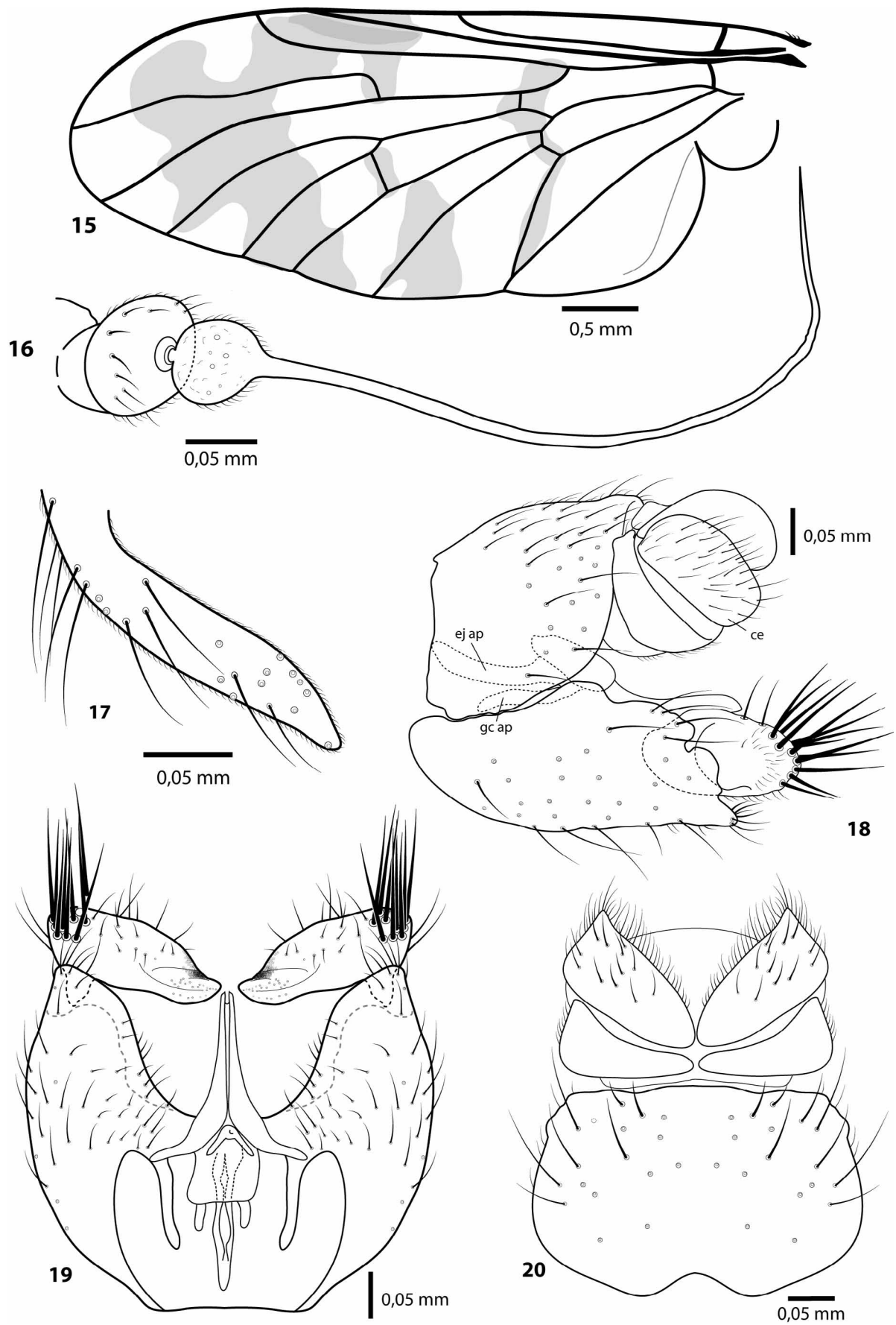
Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of São Paulo, Cubatão, 23° 53' S 46° 25' W, 15/XII/1955, d'Andretta, Pereira, Werner & Martinez cols. (MZSP); paratypes: 2 ♀, same as holotype (MZSP); 1 ♀, State of São Paulo, Salesópolis, Res. Biológica Boracéia, trilha dos Pilões, 23° 39' 02" S 45° 53' 39" W, 30/III-02/IV/2001, S.T.P. Amarante & eq. cols. (MZSP).

Diagnosis. Wing membrane hyaline with brownish stripes; gonostylus long, with strong bristles basally.

Male. Body length, 5.7–6.0 mm. Wing length, 4.5–5.0 mm. General color dark brown. Eyes blue, facets homogenous, ocellar tubercle brown, ocelli red. Gena and clypeus brownish gray, clypeus with dark setae. Antenna dark brown; scape bare, half the length of pedicel; pedicel approximately spherical; first flagellomere spherical, shorter than pedicel (Figure 16). Maxillary palpus long and acuminate (Figure 17). Proboscis and labella golden yellow. Occiput gray, with golden setae.

Thorax dark brown, with golden setae. Halter bare, yellowish, tip dark. Coxae brownish gray, with silvery iridescent setae; femora yellowish, tibiae darker, both with golden setae. Wing membrane hyaline with brownish stripes (Figure 15); small pigmented pterostigma; R₂₊₃ reaching C very far from R₁, without distal sinuosity; R₄ forking with almost right angle, without short appendage, curved medially; CuA₂+A₁ slightly longer than r-m; crossvein m-m close to origin of M₂.

Abdomen dark brown, with golden setae, mainly on tergites. Gonocoxite and gonostylus dark brown; gonostylus long, subcylindrical but distally acuminate, with short and long distal setae, and a bunch of strong basal bristles (Figures 18–19); aedeagus long; ejaculatory apodeme not exceeding base of terminalia; ejaculatory apodeme parallel; gonocoxal apodeme slightly curved inwards (Figure 19); meso-anterior incision of tergite IX short (Figure 20); cercus dark brown.

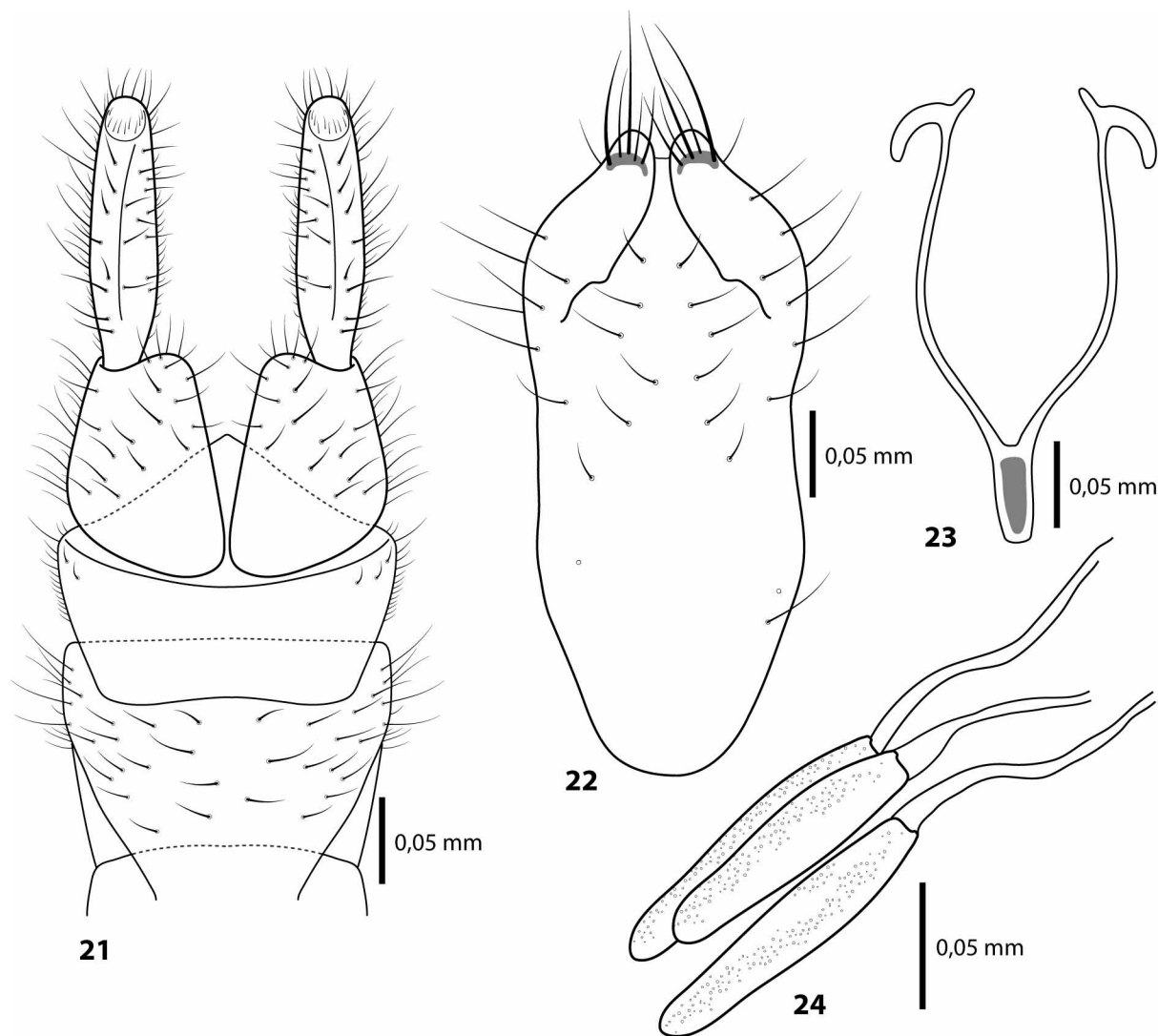


FIGURES 15–20. *Chrysopilus capillosus* sp. n., male holotype: 15 — Wing, 16 — Antenna, 17 — Maxillary palpus, 18 — Male Terminalia, lateral view. 19 — Terminalia, dorsal view, 20 — Terminalia, dorsal view.

Female. Body length, 8.0–8.5 mm. Wing length, 4.8–5.0 mm. Abdomen dark brown, with long golden setae on all segments. Anterior margin of sternite VIII almost rather rounded, not acuminate, hypogynial valves with five long setae (Figure 22); anterior end of genital fork slightly acuminate, distal apodeme short (Figure 23); cercus two-segmented, distal segment elongated (Figure 21); common spermathecal ducts short, spermathecal ducts long; spermathecae slender and oblong (Figure 24).

Distribution. The known distribution of this species is the Atlantic Forest areas of the State of São Paulo, from Cubatão to Boracéia.

Etymology. The species name comes from the Latin word *capillosus*, for hairy, as reference to the strong bunch of bristles on male gonostylus.

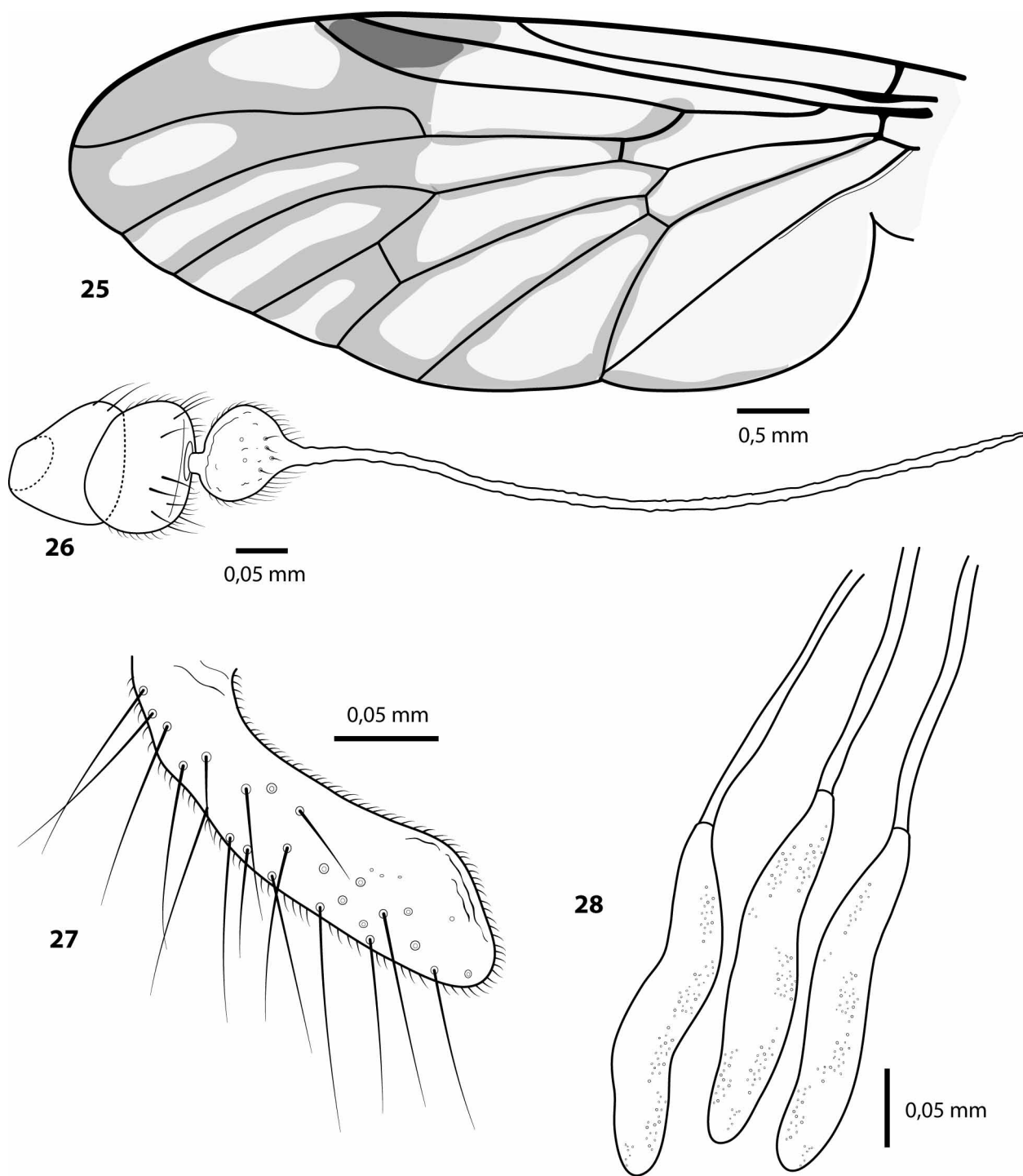


FIGURES 21–24. *Chrysopilus capillosus* sp. n., female paratype: 21 — Terminalia, ventral view, 22 — Sternite VIII, ventral view, 23 — Genital fork (S IX), 24 — Spermatheca.

***Chrysopilus plaumanni* sp. n.**

Figures 25–33

Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of Santa Catarina, Nova Teutônia, 27° 11'S, 52° 23'W, 300-500m, X/1971, Fritz Plaumann col. (MZSP); paratypes: 1♀, same as holotype (MZSP); 8 ♀, *idem* but I/1966-XI/1971 (MZSP); 10 ♂, *idem* but, I/1966-XI/1970 (MZSP).

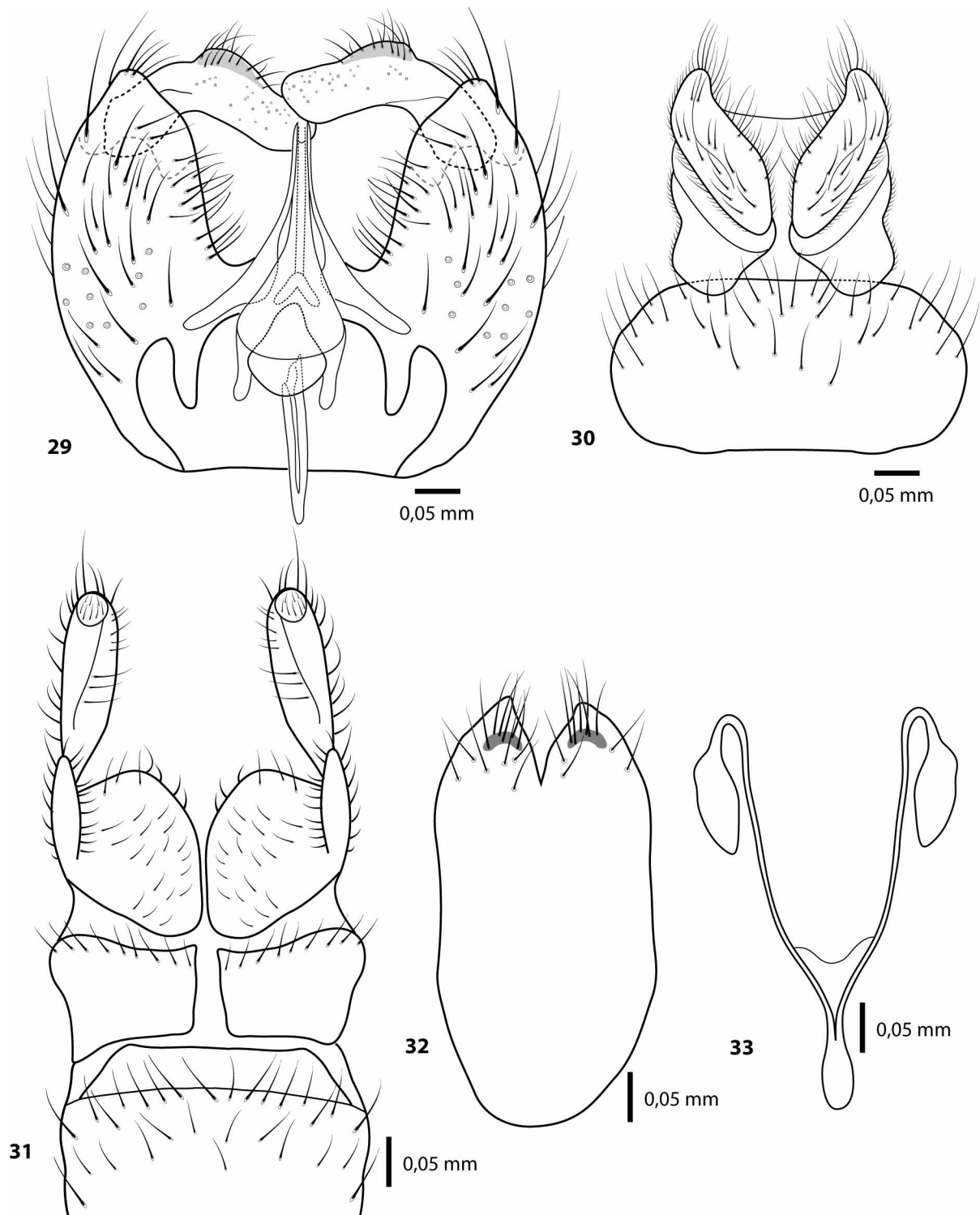


FIGURES 25–28. *Chrysopilus plaumanni* sp. n., male holotype: 25 — Wing, 26 — Antenna, 27 — Maxillary palpus, female paratype: 28 — Spermatheca.

Diagnosis. Gonostylus long, rounded distally, middle portion slightly swollen, with a clump of setae; ejaculatory apodeme exceeding base of terminalia; gonocoxal apodeme short; tergite IX without meso-anterior incision; wing membrane brownish antero-distally and along distal veins, crossvein m-m far from origin of M_2 .

Male. Body length, 8.0–9.0 mm. Wing length, 5.5–5.8 mm. General color brown. Eyes dark brown, facets homogenous, ocellar tubercle dark brown, ocelli yellowish. Gena and clypeus gray, clypeus bare. Antenna dark brown; scape with setae, as long as pedicel; pedicel almost cubic; first flagellomere suboval, shorter than

pedicel (Figure 26). Maxillary palpus long (Figure 27); proboscis and labella golden yellow. Occiput gray, with silvery iridescent setae.



FIGURES 29–33. *Chrysopilus plaumanni* sp. n., male holotype: 29 — Terminalia, dorsal view, 30 — Terminalia, dorsal view, female paratype: 31 — Terminalia, ventral view, 32 — Sternite VIII, ventral view, 33 — Genital fork (S IX).

Thorax brown, with golden setae, scutellum lighter than scutum. Halter bare, stem yellowish, dark tip. Coxae light brown, with silvery iridescent setae; femora yellowish, with golden setae; tibiae darker than femora. Wing membrane brownish antero-distally, along distal veins and very close to basal veins (Figure 25); pterostigma pigmented; R_{2+3} reaching C rather apart from R_1 (distance longer than r-m), without distal sinuos-

ity; R_4 forking with almost right angle, without short appendage, distally curved toward anterior margin; CuA_2 and A_1 fusing close to margin; crossvein m-m far from origin of M_2 .

Abdomen brown, tergite and sternite of first two segments lighter. Gonocoxite and gonostylus golden yellow; gonostylus elongated, distally rounded, middle portion slightly swollen, bearing a clump of setae; aedeagus long; ejaculatory apodeme exceeding base of terminalia; lateral ejaculatory process projected parallel; gonocoxal apodeme short (Figure 29); tergite IX without meso-anterior cleft (Figure 30); cercus dark brown.

Female. Body length, 9.8–10.5 mm. Wing length, 6.2–7.0 mm. Thorax and abdomen similar to male. Anterior margin of sternite VIII almost rounded, hypogynial valves with 10–12 long setae (Figure 32); genital fork with proximal portion cephalad, distal apodeme enlarged and curved (Figure 33); cercus two-segmented, distal segment elongated (Figure 31); common spermathecal duct short, spermathecal ducts long; spermathecae slender and oblong (Figure 28).

Distribution. Known only from the type-locality, Nova Teutonia, in southern Brazil.

Etymology. The species is named after the world famous entomologist and collector Fritz Plaumann.

Chrysopilus semipictus sp. n.

Figures 34–42

Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of Rio de Janeiro, Parque Nacional Itatiaia, Maromba, 22° 22'S 44° 37'W, VIII/1946, Barreto col. (MZSP); paratypes: 10 ♂ and 3 ♀, same as holotype (MZSP).

Diagnosis. Wing membrane with distinctive anterior dark brown band; aedeagus long; ejaculatory apodeme reaching base of gonocoxite, lateral ejaculatory process wide, projected at right angle.

Male. Body length, 8.0–9.0 mm. Wing length, 6.0–7.0 mm. General color brownish gray. Eyes brown, facets homogenous, ocellar tubercle grayish brown, ocelli brownish. Gena and clypeus yellowish gray to brown, clypeus bare. Scape and pedicel brown, first flagellomere and arista darker; scape with setae, half the length of pedicel; pedicel approximately cubic; first flagellomere oval, as long as pedicel (Figure 35). Maxillary palpus long, slender (Figure 36). Proboscis dark brown, labella brownish yellow. Occiput gray, with silvery iridescent setae.

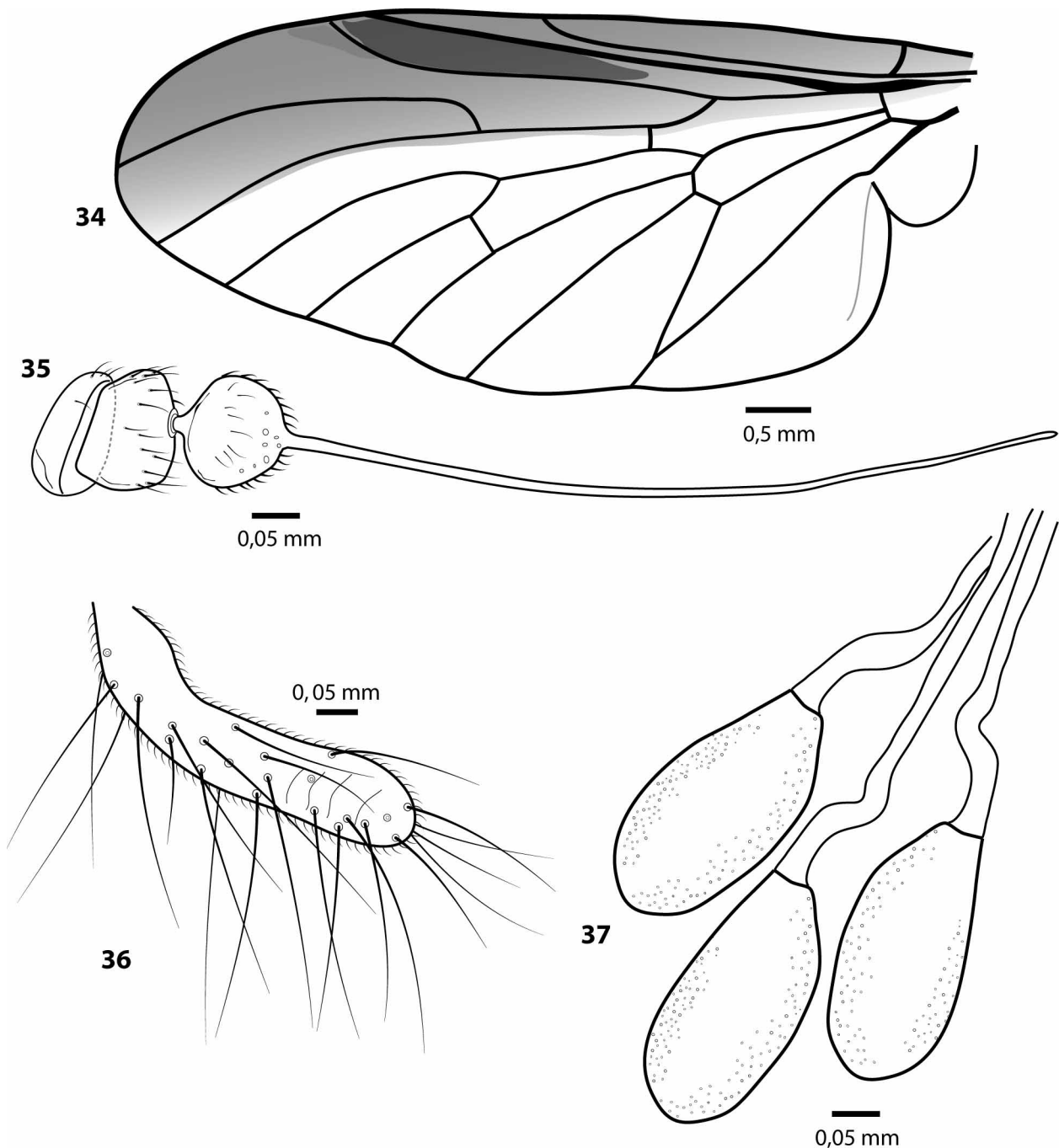
Thorax brownish gray, scutellum lighter than scutum. Halter bare, stem yellowish brown, brown knob. Coxae brownish gray, femora and tibiae yellowish, both with golden setae. Wing membrane with a distinctive anterior dark brown band (Figure 34); pterostigma pigmented, long, filling almost entirely cell; surroundings of crossveins hyaline; R_{2+3} reaching C far from R_1 , not sinuous distally; R_4 forking with almost right angle, without short appendage; CuA_2 and A_1 fusing far from margin; crossvein m-m not so far from origin of M_2 .

Abdomen homogeneously brown, with golden setae on tergites. Gonocoxite and gonostylus dark brown; gonocoxite wider than long; gonostylus elongated, slightly acuminate distally, long setae laterally, slender setae at medial portion; aedeagus long; ejaculatory apodeme long, reaching base of terminalia; gonocoxal apodeme relatively long, curved inwards; lateral ejaculatory process wide, projected at right angle (Figure 38); meso-anterior incision of tergite IX deep (Figure 39); cercus brownish gray.

Female. Body length, 10.5–12.0 mm. Wing length, 7.0–8.0 mm. Thorax and abdomen similar to male. Anterior margin of sternite VIII acuminate, hypogynial valves with seven long setae (Figure 41); genital fork with anterior end acuminate, distal apodeme wide (Figure 42); cercus two-segmented, distal segment suboval (Figure 40); long common spermathecal and spermathecal ducts; spermathecae subovoid (Figure 37).

Distribution. The species is known only from the type-locality.

Etymology. The species name comes from the Latin words *semi*, for half, and *pictus*, for painted, colored, as a reference to the wing pattern.



FIGURES 34–37. *Chrysopilus semipictus* sp. n., male holotype: 34 — Wing, 35 — Antenna, 36 — Maxillary palpus, female paratype: 37 — Spermatheca.

***Chrysopilus vitreus* sp. n.**

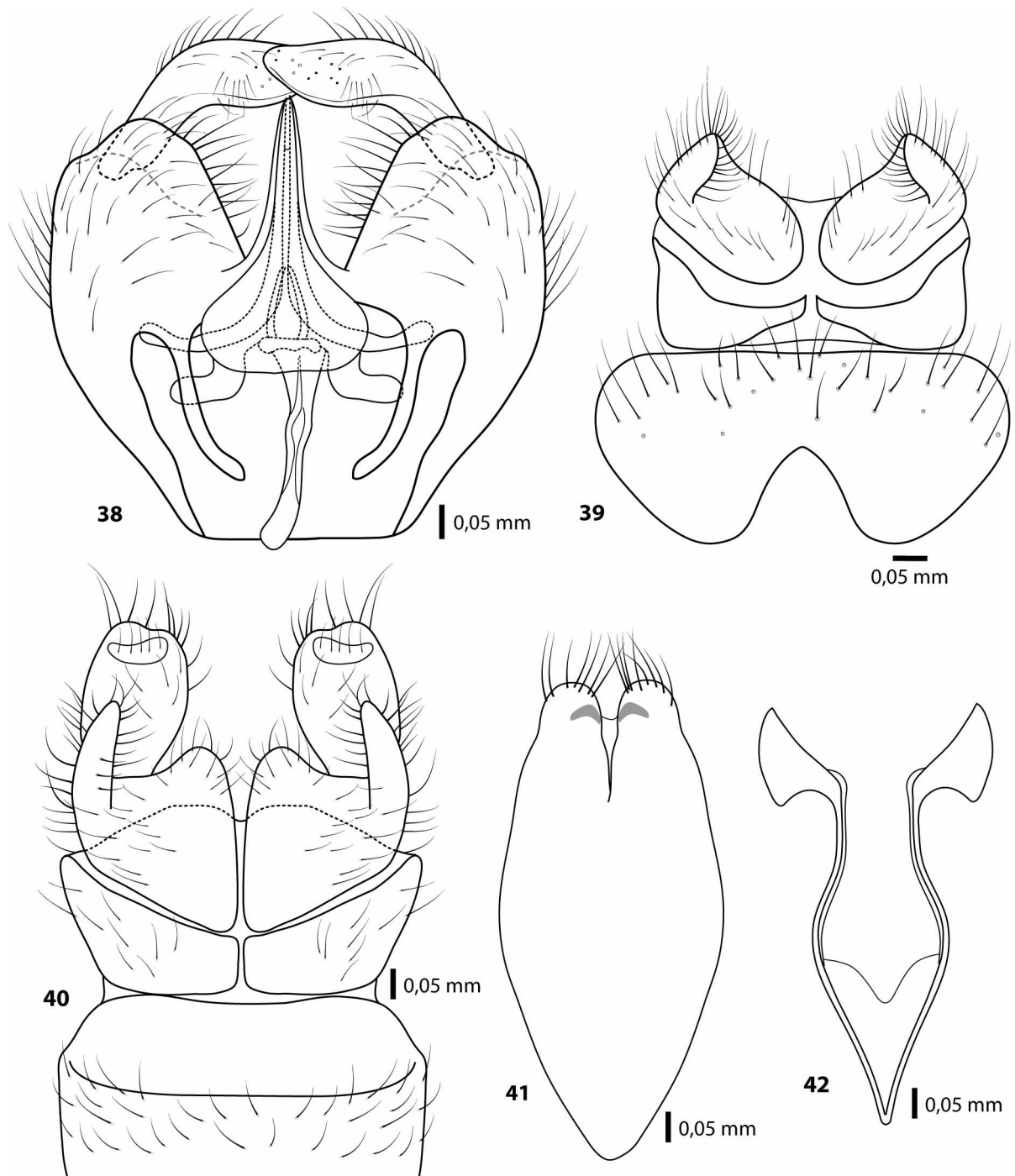
Figures 43–51

Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of Amapá, Serra do Navio, 00° 53'S 52° 00'W, 11/X/1957, K. Lenko col. (MZSP); paratypes: 2 ♀, the same as holotype, but 14/X/1957 (MZSP); 1 ♀, *idem* but 25/X/1957, J. Lane col. (MZSP).

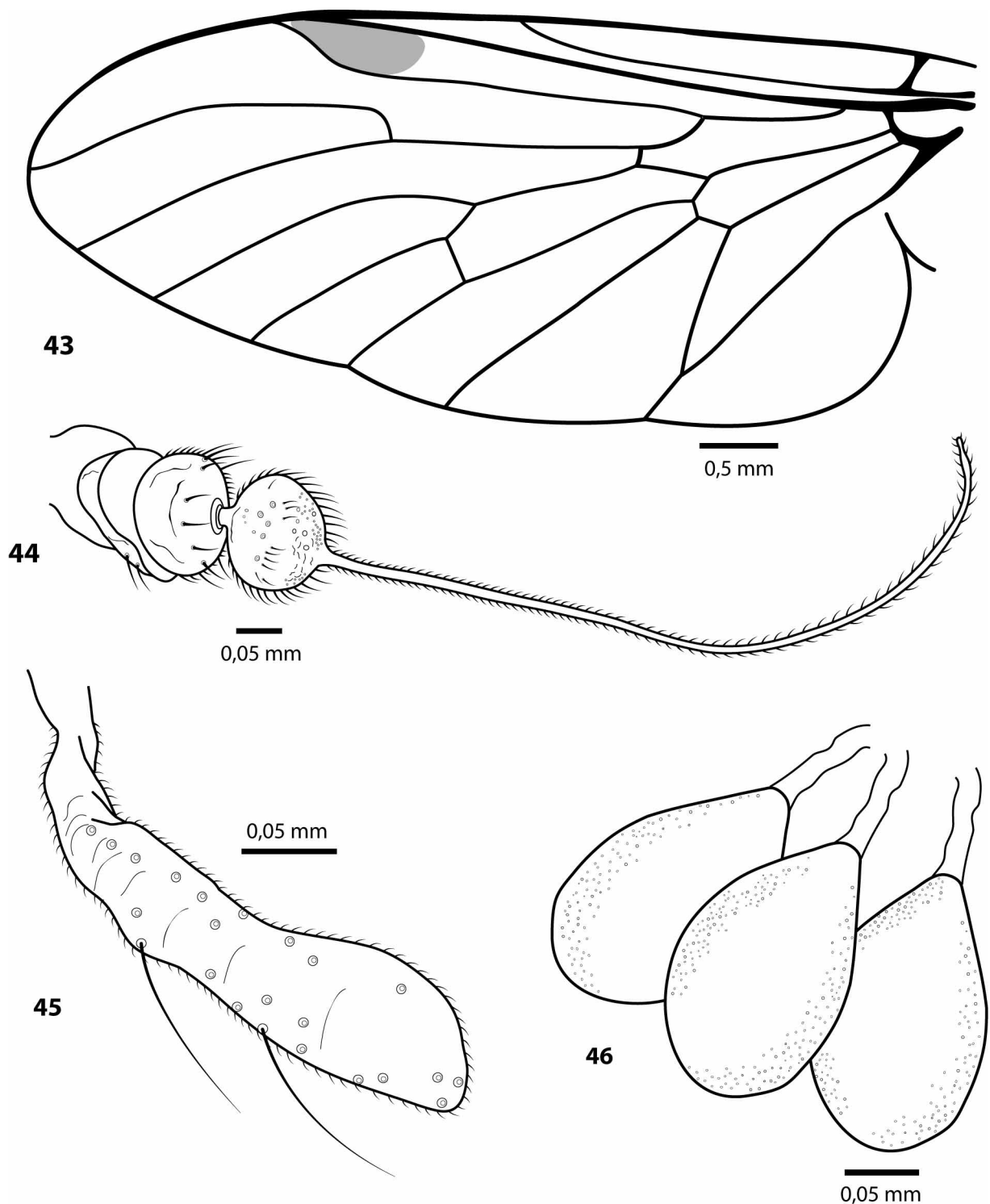
Diagnosis. Maxillary palpus long, slightly enlarged distally; wing homogeneously hyaline, except for pterostigma; R_{2+3} reaching C far from R_1 , strongly curved distally toward apex; terminalia longer than wide;

abdomen brown, with dark and silvery setae forming iridescent bands on tergites 1-5; female genital fork with proximal portion slightly cephalad, distal apodeme wide.

Male. Body length, 9.1–10.0 mm. Wing length, 5.8–6.0 mm. General color dark brown. Eyes dark brown, facets heterogeneous, ocellar tubercle grayish to brown, ocelli yellowish. Gena and clypeus brownish gray to yellow, clypeus bare. Antenna brownish yellow to brown; scape with setae, half the length of pedicel; pedicel oval; first flagellomere oval, same size of pedicel (Figure 44). Maxillary palpus long, slightly enlarged distally (Figure 45). Proboscis and labella brownish yellow. Occiput gray, with dark setae.

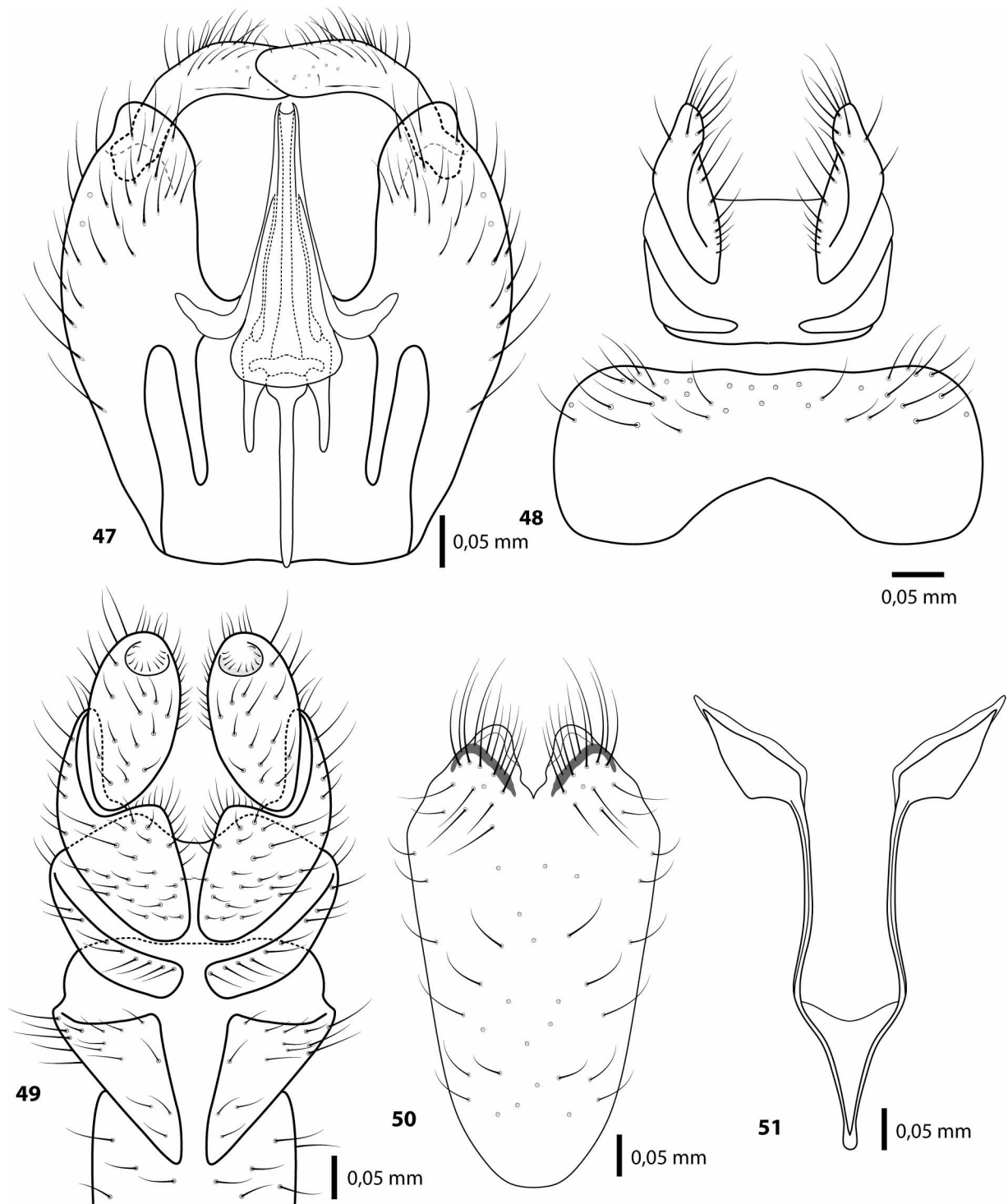


FIGURES 38–42. *Chrysopilus semipictus* sp. n., male holotype: 38 — Terminalia, dorsal view, 39 — Terminalia, dorsal view, female paratype: 40 — Terminalia, ventral view, 41 — Sternite VIII, ventral view, 42 — Genital fork (S IX).



FIGURES 43–46. *Chrysopilus vitreus* sp. n., male holotype: 43 — Wing, 44 — Antenna, 45 — Maxillary palpus, female paratype: 46 — Spermatheca.

Thorax brown, with silvery iridescent setae; scutellum lighter than scutum, with long, dark setae and short, golden setae. Halter bare, stem dark brown, tip yellow. Coxae brown, femora and tibiae yellowish. Wing homogeneously hyaline, except for pigmented pterostigma (Figure 43); R_{2+3} reaching C far from R_1 , strongly curved distally toward apex; R_4 forking with almost right angle, without short appendage, with slight distal curve; CuA_2 and A_1 fusing far from margin; crossvein m-m not so far from origin of M_2 .



FIGURES 47–51. *Chrysopilus vitreus* sp. n., male holotype: 47 — Terminalia, dorsal view, 48 — Terminalia, dorsal view, ♀: 49 — Terminalia, ventral view, 50 — Sternite VIII, ventral view, 51 — Genital fork (S IX).

Abdomen brown, dark and silvery setae on tergites, forming iridescent bands on tergites 1-5. Gonocoxite and gonostylus dark brown; gonocoxite longer than wide; gonostylus long, slender, and slightly rounded distally, covered with setae; aedeagus long; ejaculatory apodeme reaching base of terminalia; gonocoxal apodeme relatively short; lateral ejaculatory process slender, parallel to ejaculatory apodeme (Figure 47); meso-anterior incision of tergite IX short (Figure 48); cercus brown.

Female. Body length, 11.0–11.3 mm. Wing length, 6.5–7.5 mm. Thorax and abdomen brownish yellow,

with reddish abdominal membrane. Anterior margin of sternite VIII rounded, hypogynial valves with at least 10 long setae (Figure 50); genital fork with anterior portion slightly cephalad, and distal apodeme wide (Figure 51); cercus two-segmented, distal segment suboval (Figure 49); common spermathecal ducts short, spermathecal ducts long; spermathecae ovoid (Figure 46).

Distribution. *Chrysopilus vitreus* is known only from the type-locality.

Etymology. The species name comes from the Latin word *vitreus*, for glossy, transparent, as a reference to the homogeneously hyaline wing membrane, except for the pterostigma.

***Chrysopilus microphallus* sp. n.**

Figures 52–56

Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of Santa Catarina, Nova Teutônia, 27° 11' S, 52° 23' W, 300-500m, XI/1970, Fritz Plaumann col. (MZSP); 1 ♂ paratype, same as holotype (MZSP).

Diagnosis. Wing longer than wide, membrane light brown, darker distally and along some more basal veins; crossvein m-m close to origin of M_2 ; aedeagus short; ejaculatory apodeme long, exceeding base of terminalia, lateral ejaculatory process wide, projected obliquely; gonostylus distally acuminate; abdomen brown with yellow distal stripes on each segment and golden setae.

Male. Body length, 11.0–12.0 mm. Wing length, 9.6–10.0 mm. General color yellowish brown. Eyes black, facets homogenous, ocellar tubercle dark gray, ocelli yellowish. Gena and clypeus brownish to gray, clypeus bare. Antenna yellowish to brown, first flagellomere and arista darker; scape bare, wider than pedicel; pedicel suboval; first flagellomere approximately cubic, shorter than pedicel (Figure 53). Maxillary palpus long, slender (Figure 54). Proboscis and labella yellowish. Occiput gray, with golden setae.

Thorax bright yellow, with dark setae. Halter bare, stem dark brown, tip yellow. Legs yellowish, tibiae darker than coxae and femora. Wing longer than wide, membrane light brown, darker distally and along some more basal veins (Figure 52); pterostigma pigmented, elongated, reaching C; R_{2+3} reaching C close to R_1 (R_1 - R_{2+3} distance smaller than r-m), without distal sinuosity; R_4 forking obliquely, without short appendage, strongly curved towards anterior margin close to apex; CuA_2 and A_1 fusing far from margin; basal sector of M_2 (prior to the origin of m-m) very short, as long as r-m.

Abdomen brown with yellow bands distally on tergites of each segment, and golden setae. Gonocoxite and gonostylus brownish yellow; gonocoxite as wide as long; gonostylus distally acuminate, covered with setae; aedeagus short; ejaculatory apodeme long, exceeding base of terminalia; lateral ejaculatory process wide, projected obliquely (Figure 55); meso-anterior incision of tergite IX deep (Figure 56); cercus brown.

Female. Unknown.

Distribution. The known distribution of this species is restricted to the type-locality.

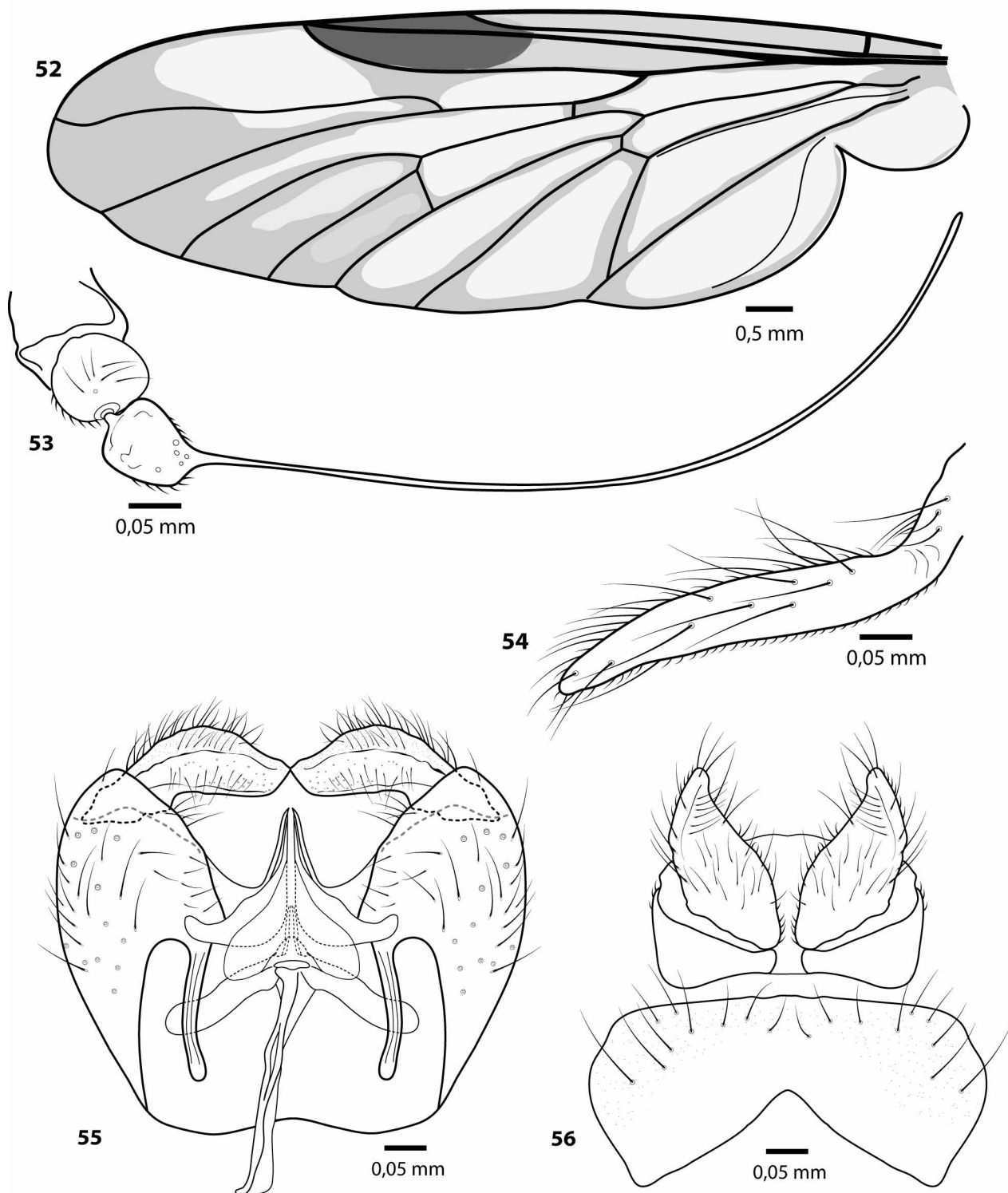
Etymology. The species name comes from the fusion of the Greek words *micros*, for little, and *phallos*, male copulatory organ, regarding the short aedeagus, in comparison to the other male terminalia structures.

***Chrysopilus camargoi* sp. n.**

Figures 57–65

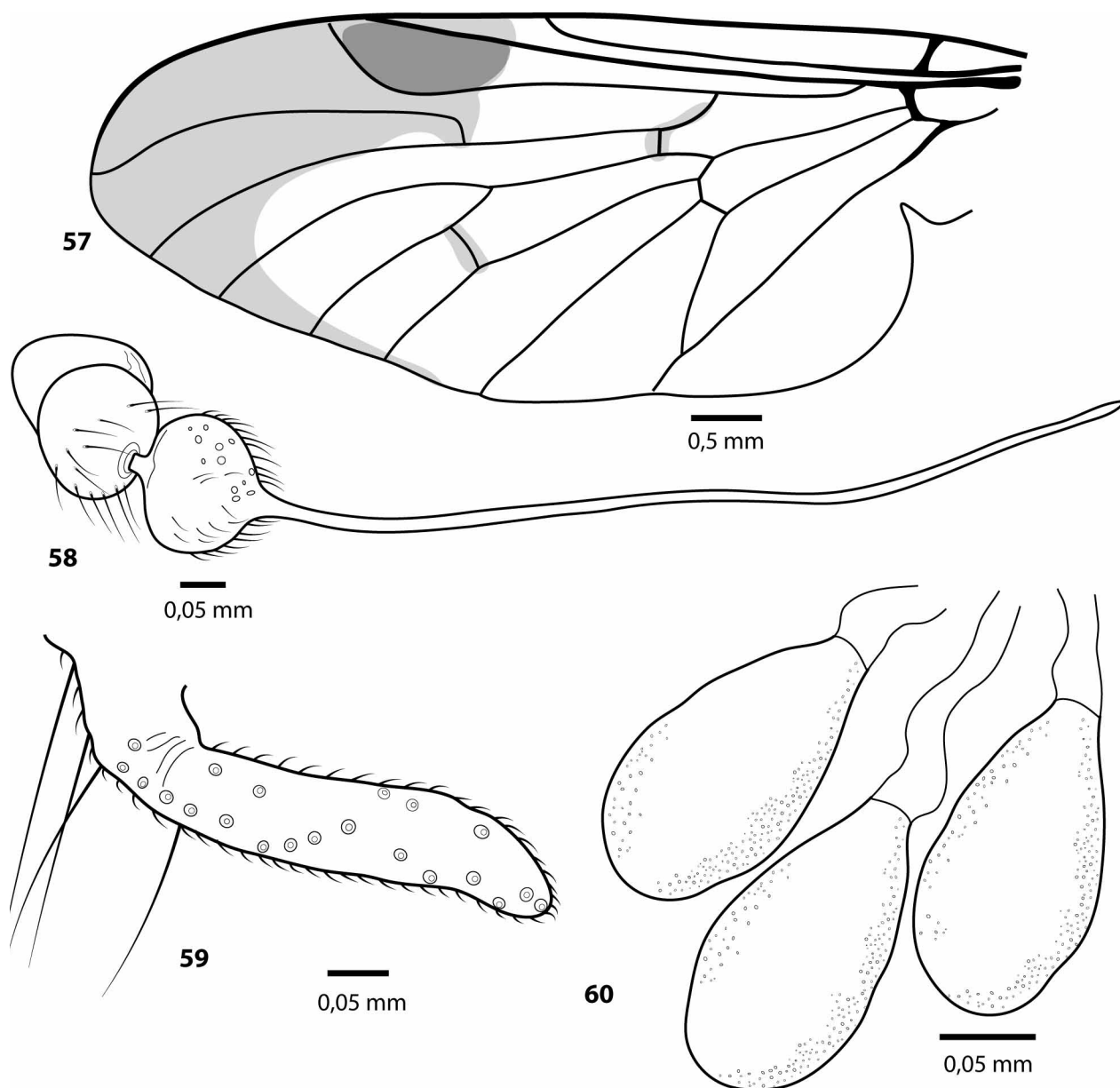
Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of Rio de Janeiro, Itatiaia, Maromba, 22° 22' S 44° 37' W, VIII/1946, Barreto col. (MZSP); paratypes: 2 ♂ and 1 ♀, same as holotype (MZSP).

Diagnosis. Wing hyaline with brownish antero-distal macula; R_{2+3} reaching C far from R_1 , with wide distal concavity; areas around crossveins r-m and m-m pigmented; pterostigma rounded, large; meso-anterior incision of tergite IX on male rather short; many golden setae on scutum, scutellum and abdomen.



FIGURES 52–56. *Chrysopilus microphallus* sp. n., male holotype: 52 — Wing, 53 — Antenna, 54 — Maxillary palpus, 55 — Terminalia, dorsal view, 56 — Terminalia, dorsal view.

Male. Body length, 9.0–10.0 mm. Wing length, 5.8–6.2 mm. General color brownish gray. Eyes and ocelli brownish yellow, facets homogenous, ocellar tubercle gray. Gena gray, clypeus bare and brown. Antenna brownish yellow arista darker; scape bare, half the length of pedicel; pedicel approximately oval; first flagellomere oval, as long as pedicel (Figure 58), with many golden setae. Maxillary palpus long, slender (Figure 59). Proboscis and labella brownish to yellow. Occiput gray, with dark setae.



FIGURES 57–60. *Chrysopilus camargoi* sp. n., male holotype: 57 — Wing, 58 — Antenna, 59 — Maxillary palpus, female paratype: 60 — Spermatheca.

Thorax dark brown, scutellum lighter than scutum, with many golden setae. Halter bare, knob yellowish, stem darker. Coxae brownish gray, femora and tibiae yellowish. Wing hyaline with antero-distal brownish macula (Figure 57); pterostigma rounded, large; areas around crossveins m-m and r-m pigmented; R_{2+3} reaching C far from R_1 , with wide distal concavity; R_4 forking with almost right angle, without short appendage, with distal fold toward anterior margin; CuA_2 and A_1 fusing far from margin; crossvein m-m far from origin of M_2 .

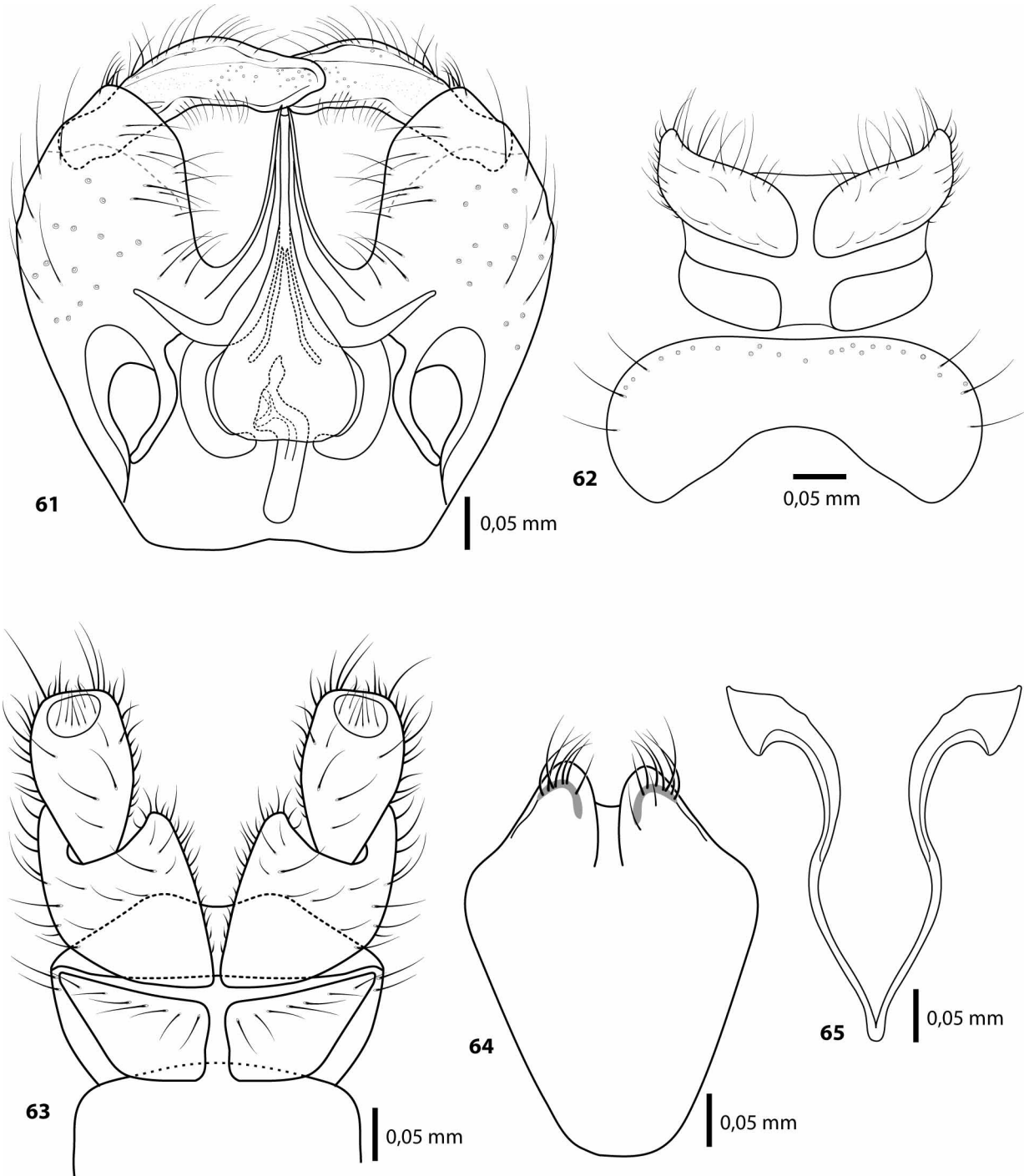
Abdomen brownish gray, with golden setae on tergites. Gonocoxite and gonostylus brown; gonocoxite longer than wide; gonostylus long, slightly rounded distally, covered with long setae, a group of fine setae medially; aedeagus long; ejaculatory and gonocoxal apodemes relatively short, gonocoxal apodeme curved outwards; lateral ejaculatory process wide, curved inward (Figure 61); meso-anterior incision of tergite IX short (Figure 62); cercus brown.

Female. Body length, 10.0 mm. Wing length, 7.0 mm. Gena yellowish gray. Thorax and abdomen similar

to male. Anterior margin of sternite VIII rounded, hypogynial valves with 7-8 long setae (Figure 64); genital fork with anterior portion acuminate, distal apodeme short and curved (Figure 65); cercus two-segmented, distal segment suboval (Figure 63); long common spermathecal and spermathecal ducts; spermathecae spherical (Figure 60).

Distribution. This species is known only from the type-locality.

Etymology. The species is named after the Brazilian entomologist Dr. João M. F. Camargo, eminent Meliponinae bee systematist.



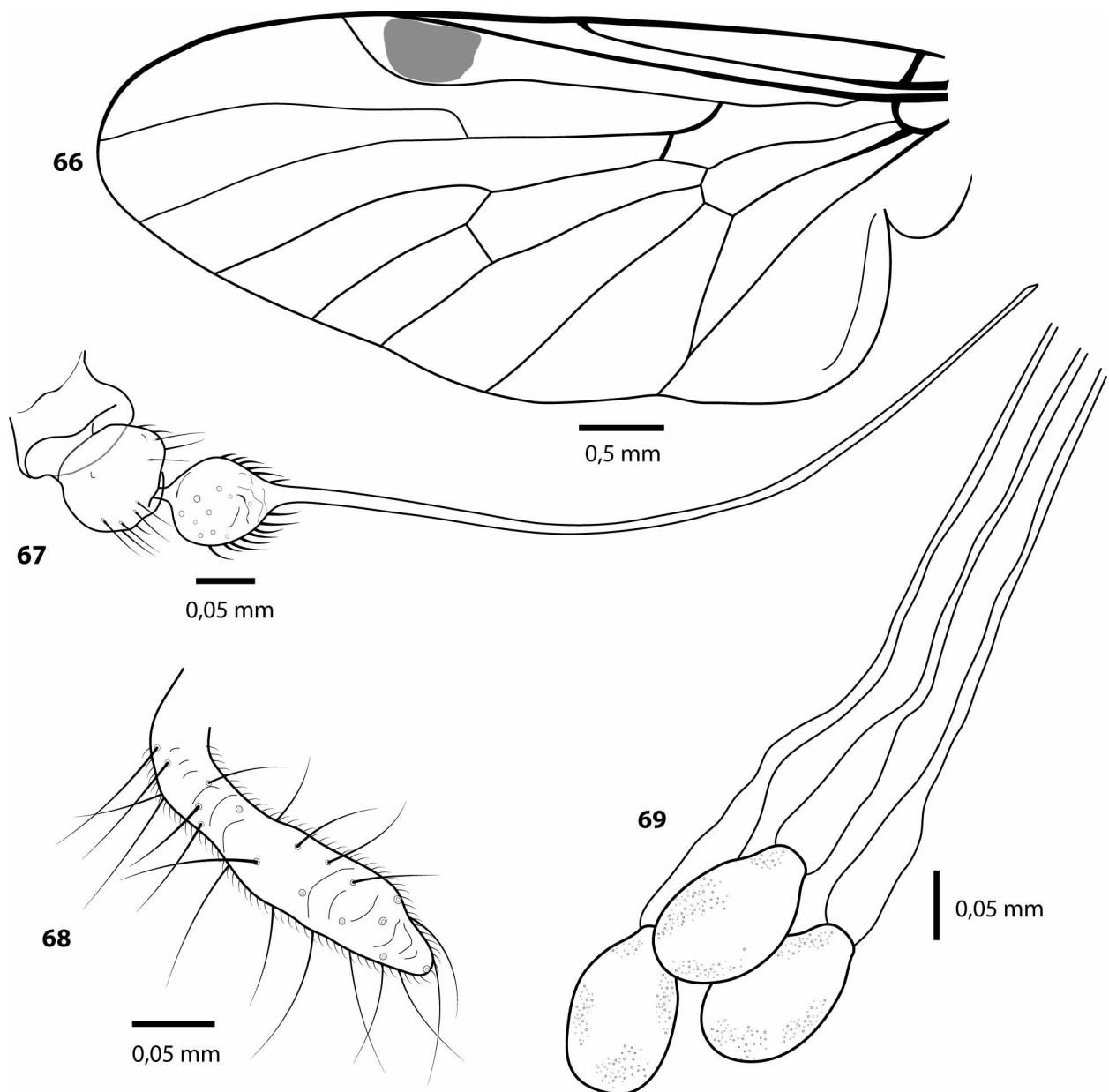
FIGURES 61–65. *Chrysopilus camargoi* sp. n., male holotype: 61— Terminalia, dorsal view, 62 — Terminalia, dorsal view, female paratype: 63 — Terminalia, ventral view, 64 — Sternite VIII, ventral view, 65 — Genital fork (S IX).

Chrysopilus hyalinus sp. n.

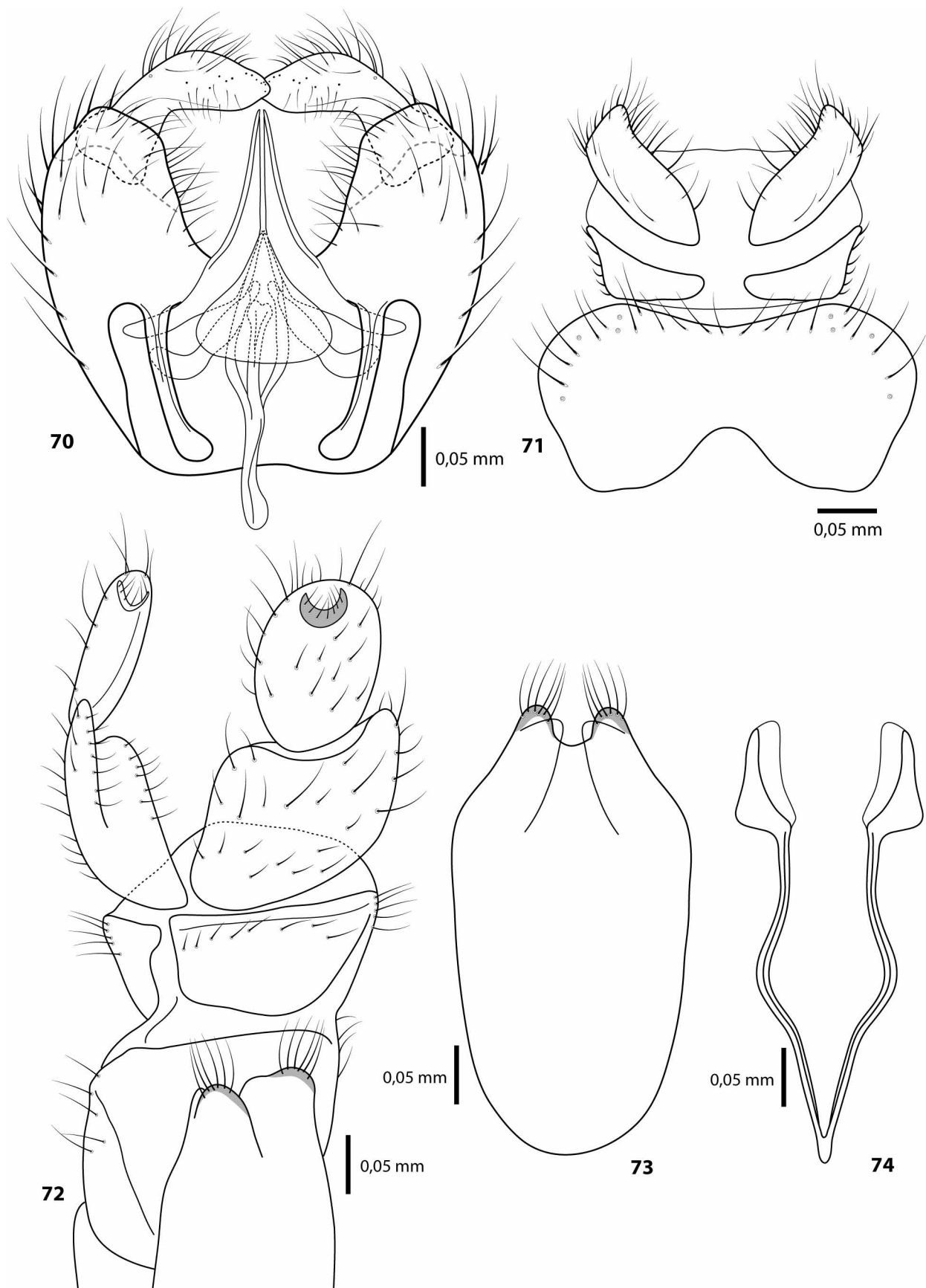
Figures 66–74

Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of São Paulo, Salesópolis, Estação Biológica Boracéia, 23° 29'S 45° 44'W, 15/XII/1947, E. Rabello col. (MZSP); paratypes: 2 ♂, the same as holotype, but, 24-30/I/1952, L. T. F. Carrera, Vanzolini, Oiticica & Pearson cols. (MZSP); 1 ♀, Eug. Lefevre, State of São Paulo, Campos do Jordão, 1200 m, 21/XII/1962, 22° 44' S 45° 35' W, L.T.F.E. Rabello & Madeiros cols. (MZSP); 1 ♀, State of São Paulo, Salesópolis, Estação Biológica Boracéia, 23° 29'S 45° 44'W, I/1949, M.P. Barreto col. (MZSP).

Diagnosis. Wing homogeneously hyaline except for the rounded pigmented pterostigma; R_{2+3} with distal concavity; ejaculatory apodeme long, exceeding base of terminalia; silvery iridescent setae on last three abdominal segments.



FIGURES 66–69. *Chrysopilus hyalinus* sp. n., male holotype: 66 — Wing, 67 — Antenna, 68 — Maxillary palpus, female paratype: 69 — Spermatheca.



FIGURES 70–74. *Chrysopilus hyalinus* sp. n., male holotype: 70— Terminalia, dorsal view, 71 — Terminalia, dorsal view, female paratype: 72 — Terminalia, lateral-ventral view, 73 — Sternite VIII, ventral view, 74 — Genital fork (S IX).

Male. Body length, 7.0–7.8 mm. Wing length, 4.5–5.0 mm. General color dark brown. Eyes brownish to yellow, facets heterogeneous, ocellar tubercle dark brown, ocelli yellowish. Gena and clypeus dark brown, clypeus bare. Antenna brown; scape bare, wider and shorter than pedicel; pedicel approximately cylindrical; first flagellomere suboval, shorter than pedicel (Figure 67). Maxillary palpus long, slender (Figure 68). Proboscis and labella brown. Occiput brownish gray, with golden setae.

Thorax uniformly dark brown. Halter bare, stem brown, knob yellowish. Coxae darker than femora and tibiae, both brownish yellow with golden setae. Wing homogeneously hyaline except for rounded, pigmented pterostigma (Figure 66); R_{2+3} reaching C far from R_1 , R_{2+3} with distal concavity; R_4 forking with almost right angle, without short appendage, reaching margin without distal fold; CuA_2 and A_1 fusing far from margin; crossvein m-m far from origin of M_2 .

Abdomen dark brown, silvery iridescent setae on tergites of last three segments. Gonocoxite and gonostylus dark brown; gonostylus slightly acuminate distally, covered with long setae; aedeagus long; ejaculatory and gonocoxal apodemes long, the former exceeding base of terminalia, the later almost reaching it; lateral ejaculatory process wide, projected obliquely from the base of ejaculatory apodeme (Figure 70); meso-anterior incision of tergite IX short (Figure 71); cercus dark brown.

Female. Body length, 7.0–7.5 mm. Wing length, 5.2–5.5 mm. Thorax and abdomen similar to male. Anterior margin of sternite VIII rounded, hypogynial valves with at least five long setae (Figure 73); genital fork with anterior end acuminate, wide distal apodemes (Figure 74); cercus two-segmented, distal segment suboval (Figure 72); common spermathecal ducts short, spermathecal ducts long; spermathecae spherical (Figure 69).

Distribution. *Chrysopilus hyalinus* occurs at the eastern region of the State of São Paulo (from Salesópolis to Campos de Jordão).

Etymology. The species name is derived from the Latin word *hyalinus*, for translucent, as a reference to the mostly hyaline wing membrane.

***Chrysopilus phaeopterus* sp. n.**

Figures 75–83

Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of Amapá, Serra do Navio, 00° 53'S 52° 00'W, 2/X/1957, K. Lenko col. (MZSP); paratypes: 1 ♀, same as holotype (MZSP); 1 ♂, *idem* but Ricolté col. (MZSP); 1 ♂, *idem* but Pereira & Machado cols. (MZSP)

Diagnosis. Wing membrane homogeneously brownish, longer than wide; maxillary palpus slender at base, distally enlarged; gonostylus swollen, strongly truncated distally; ejaculatory and gonocoxal apodemes long, both exceeding base of terminalia.

Male. Body length, 10.0–11.0 mm. Wing length, 7.0–7.5 mm. General color yellowish brown. Eyes blue, facets homogenous, ocellar tubercle dark gray, ocelli grayish. Gena dark gray. Clypeus bare, yellowish to brown. Antenna yellowish to brown; scape bare, wider and shorter than pedicel; pedicel cubic; first flagellomere suboval (Figure 76). Maxillary palpus long, slender basally, distally enlarged (Figure 77). Proboscis and labella yellowish. Occiput gray, with golden setae.

Thorax homogeneously brownish yellow. Halter bare, yellowish brown. Legs yellowish, with golden setae. Wing membrane homogeneously brownish (Figure 75); pterostigma pigmented, elongated; R_{2+3} reaching C far from R_1 , without distal sinuosity; R_4 forking with almost right angle, with slight distal curve toward anterior margin, without short appendage; CuA_2 and A_1 fusing far from margin; M_3 long; crossvein m-m almost reaching origin of M_2 .

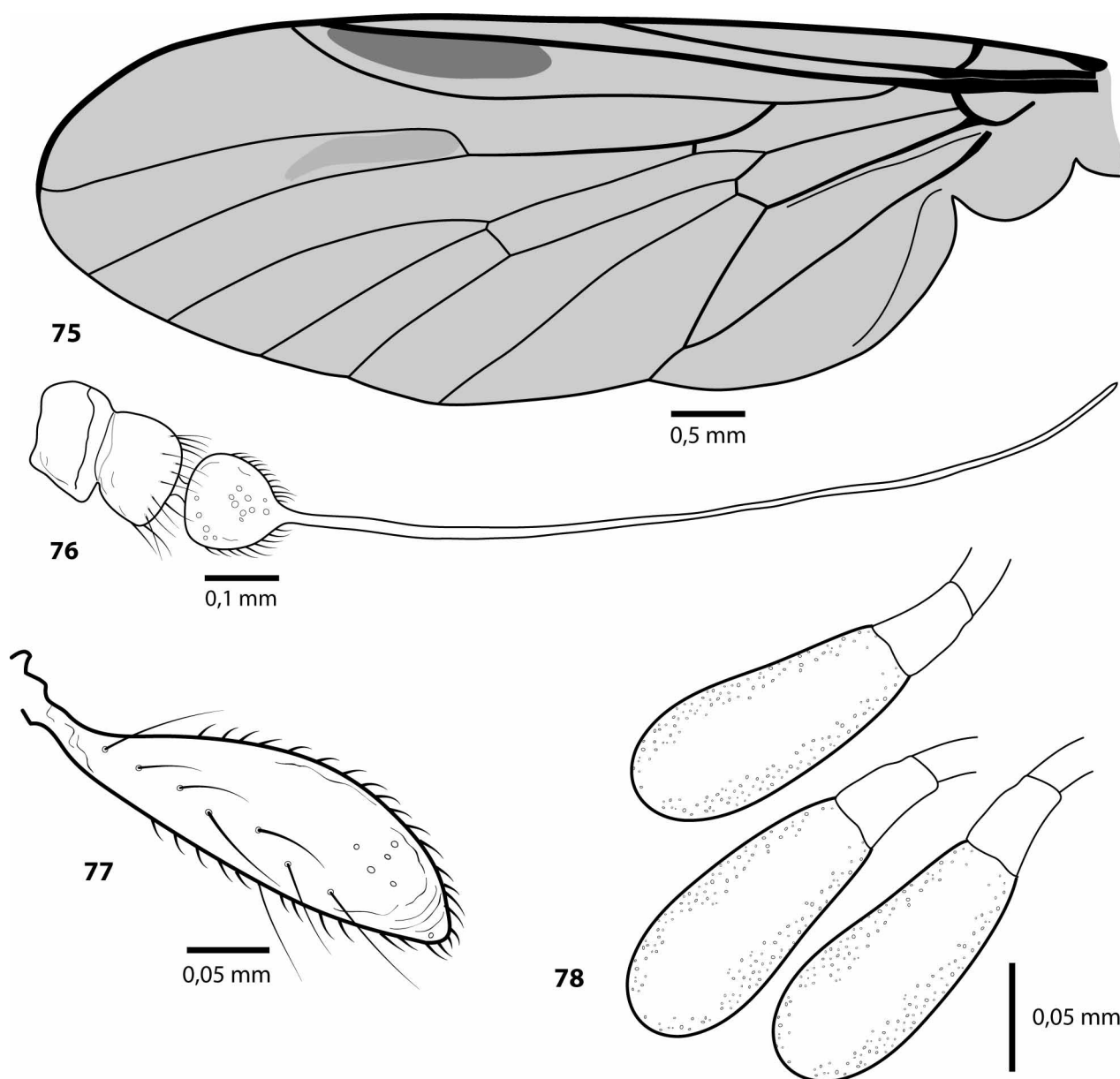
Abdomen brownish yellow, both tergites and sternites of last three segments darker. Gonocoxite and gonostylus dark brown; terminalia wider than long; gonostylus slender basally, strongly truncated distally, covered with long setae, short setae at base; aedeagus short; ejaculatory and gonocoxal apodemes long, both

exceeding base of terminalia; lateral ejaculatory process wide and short (Figure 79); meso-anterior incision of tergite IX short (Figure 80); cercus yellowish brown.

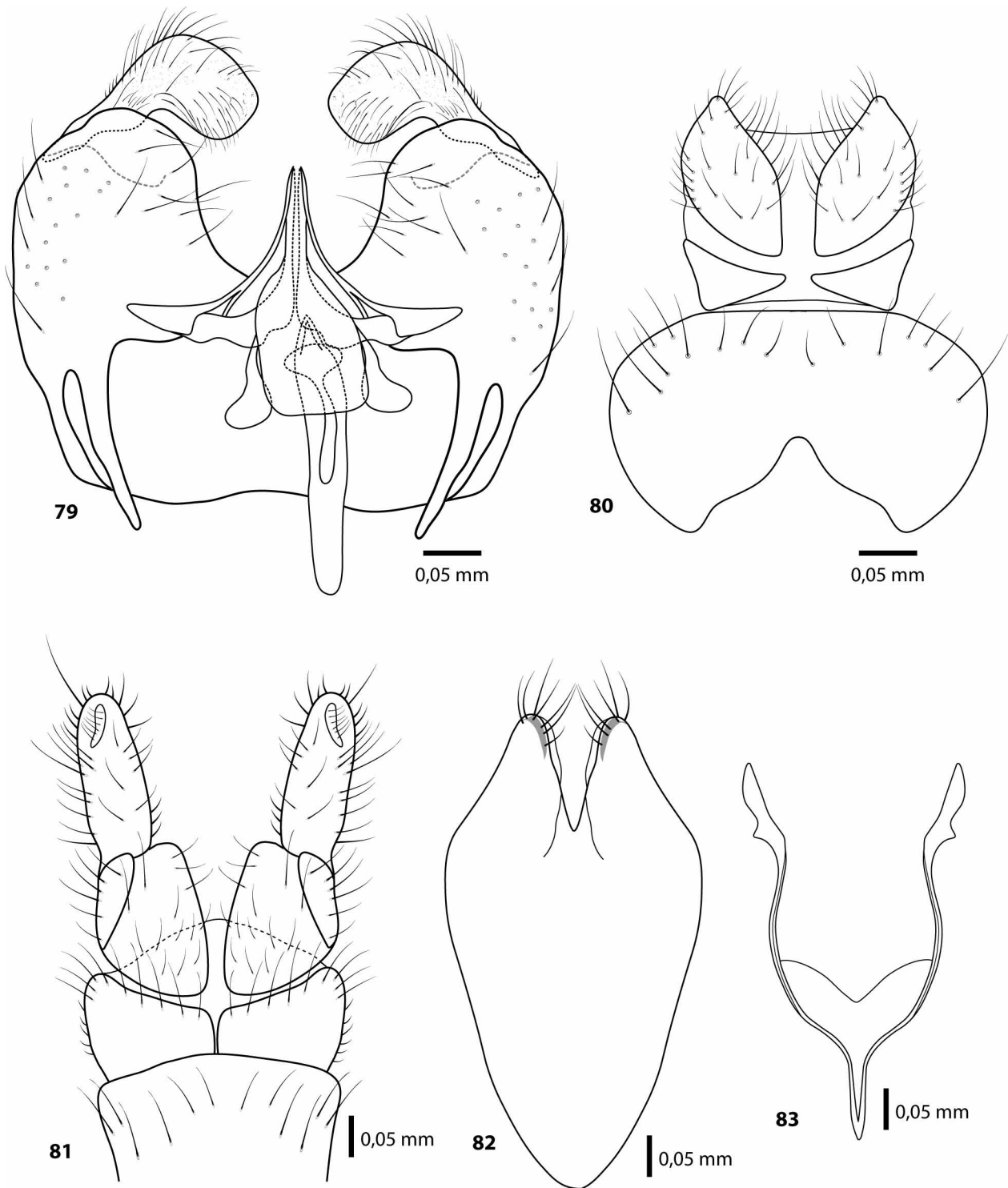
Female. Body length, 8.2–9.0 mm. Wing length, 5.8–6.0 mm. Thorax and abdomen similar to male. Anterior margin of sternite VIII acuminate, hypogynial valves with 6-7 long setae (Figure 82); genital fork with anterior end strongly acuminate, distal apodemes well pronounced (Figure 83); cercus two-segmented, distal segment suboval (Figure 81); common spermathecal ducts short, spermathecal ducts long; spermathecae oblong (Figure 78).

Distribution. All known specimens of this species are from the type-locality, in the State of Amapá, northern Brazil.

Etymology. The species name comes from a fusion of the Greek words *phaios*, for dusky, brown, and *pteron*, for wing, as a reference to the homogeneously brown smoked wings.



FIGURES 75–78. *Chrysopilus phaeopterus* sp. n., male holotype: 75 — Wing, 76 — Antenna, 77 — Maxillary palpus, female paratype: 78 — Spermatheca.



FIGURES 79–83. *Chrysopilus phaeopterus* sp. n., male holotype: 79 — Terminalia, dorsal view, 80 — Terminalia, dorsal view, female paratype: 81 — Terminalia, ventral view, 82 — Sternite VIII, ventral view, 83 — Genital fork (S IX).

***Chrysopilus caligatus* sp. n.**

Figures 84–92

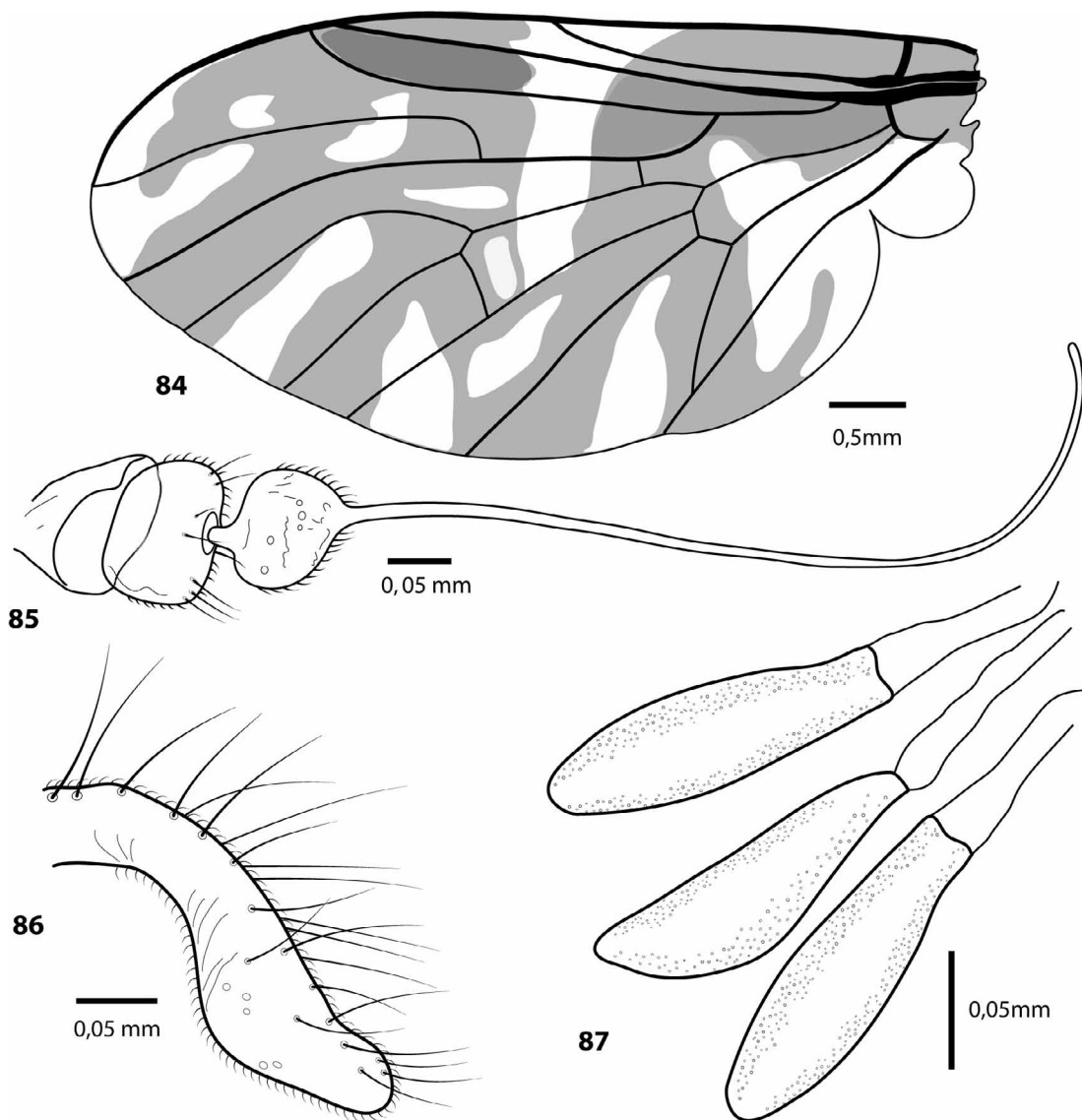
Material. Holotype ♂, BRAZIL, State of Rio de Janeiro, Nova Friburgo, Mury, 22° 10'S 42° 19'W, I/1966, Gred & Guimarães cols. (MZSP); paratypes: 1 ♀, same as holotype (MZSP); 1 ♂, *idem* but I/1970, Guimarães

& Papavero cols. (MZSP).

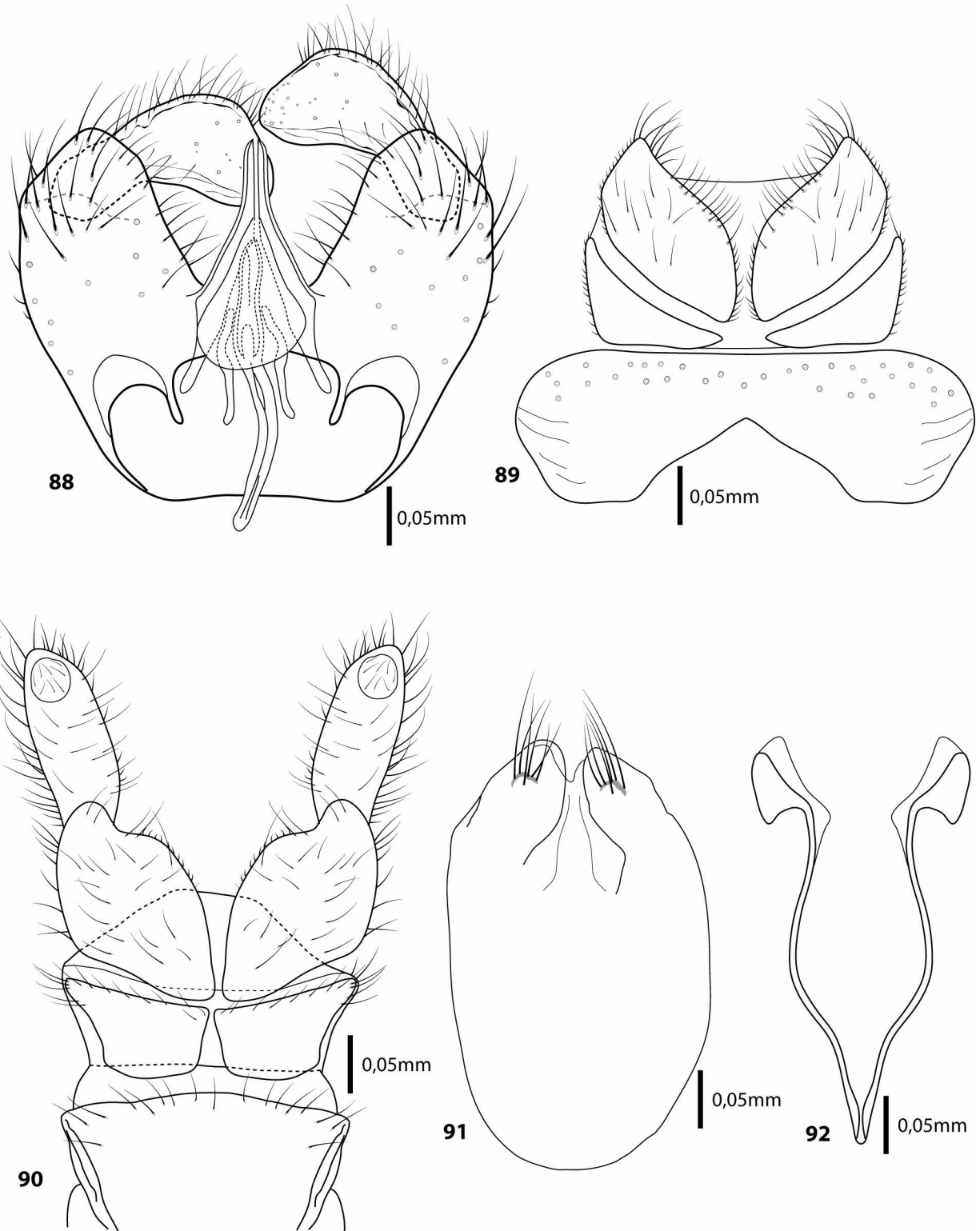
Diagnosis. Wing maculated; crossvein m-m close to origin of M_2 ; apex of maxillary palpus curved; gonostylus swollen, rounded distally; ejaculatory apodeme long, surpassing base of gonocoxite; gonocoxal apodeme short.

Male. Body length, 9.0–9.5 mm. Wing length, 6.0–6.6 mm. General color brown. Brownish yellow eyes, facets homogenous, ocellar tubercle dark brown, ocelli yellow. Gena, clypeus and antenna brown, clypeus bare. Scape bare, half the length of pedicel; pedicel cubic; first flagellomere suboval, shorter than pedicel (Figure 85). Maxillary palpus long, slender, curved apically (Figure 86). Proboscis and labella brownish yellow. Occiput brownish gray, with dark setae.

Thorax uniformly brown, with golden setae on scutellum, tibiae lighter than femora. Halter bare, stem brownish yellow, knob dark brown. Wing maculated (Figure 84); pterostigma pigmented, long; surroundings of crossveins pigmented; R_{2+3} reaching C, far from R_1 , without distal sinuosity; R_4 forking with almost right angle, slightly curved distally toward anterior margin, without short appendage; CuA_2 and A_1 fusing far from margin; crossvein m-m close to origin of M_2 .



FIGURES 84–87. *Chrysopilus caligatus* sp. n., male holotype: 84 — Wing, 85 — Antenna, 86 — Maxillary palpus, female paratype: 87 — Spermatheca.



FIGURES 88–92. *Chrysopilus caligatus* sp. n., male holotype: 88 — Terminalia, dorsal view, 89 — Terminalia, dorsal view, female paratype: 90 — Terminalia, ventral view, 91 — Sternite VIII, ventral view, 92 — Genital fork (S IX).

Abdomen homogeneously dark brown, tergite of first segment with silvery setae, forming an iridescent band. Gonocoxite brown; gonostylus brownish yellow, swollen, slightly rounded distally, with long setae; aedeagus and ejaculatory apodemes long, the later exceeding base of terminalia; gonocoxal apodeme short; lateral ejaculatory process slender, parallel to ejaculatory apodeme (Figure 88); meso-anterior incision of terg-

ite IX deep (Figure 89); cercus brown.

Female. Body length, 9.0–10.0 mm. Wing length, 6.0–6.5 mm. Thorax and abdomen similar to male. Anterior margin of sternite VIII rounded, hypogynial valves with at least six long setae (Figure 91); genital fork with anterior end strongly acuminate, distal apodemes wide (Figure 92); cercus two-segmented, distal segment elongated (Figure 90); common spermathecal ducts short, spermathecal ducts long; spermathecae slender, oblong (Figure 87).

Distribution. This species is known only from the type-locality.

Etymology. The species name comes from the Latin word *caligatus*, common soldier, as a reference to the wing brown stripes, resembling a military dress.

***Chrysopilus fascipennis* Bromley**

Figures 93–99

Chrysopilus fascipennis Bromley in Curran, 1931: 8, James, 1968: 3.

Material. Holotype ♂, GUIANA, Kartabo, Bartica District, 06° 27' N, 58° 37' W, I-V/1921, Bromley col. (AMNH); additional specimens: 7 ♂, BRAZIL, State of Pará, Santarém, Fazenda Taperinha, 02° 25' N 54° 43' W, X-XI/1970, Exped. Perm. Amaz. cols. (MZSP); 1 ♂, State of Amapá, Serra do Navio, 00° 53' S 52° 00' W, VIII/1959, Bicelli col. (MZSP).

Diagnosis. Wing membrane with three brownish stripes; R_{2+3} reaching C very close to R_1 ; R_4 with strong sinuosity; first flagellomere conical, shorter than pedicel; gonostylus strongly truncated distally, with a clump of setae; ejaculatory apodeme long, exceeding base of terminalia; gonocoxal apodeme short.

Male. Body length, 8.0–8.2 mm. Wing length, 5.0–5.5 mm. General color dark brown. Eyes dark brown, facets homogenous, ocellar tubercle dark brown, ocelli grayish. Gena and clypeus brownish gray; clypeus bare (Figure 96). Antenna dark brown; scape bare, half the length of pedicel; pedicel almost cubic; first flagellomere conical, shorter than pedicel (Figure 97). Maxillary palpus long and slender (Figure 94); proboscis and labella dark brown. Occiput gray, with silvery iridescent setae.

Thorax (Figure 93) dark brown, with dark and golden setae. Halter bare, stem brown, tip yellow. Coxae and femora dark brown, with dark setae; tibiae brownish yellow. Wing membrane with three transverse brownish stripes (Figure 95); pterostigma indistinguishable amid stripes; R_{2+3} reaching C very close to R_1 , without distal sinuosity; proximal portion of R_4 with strong concavity, without short appendage; R_4 curved distally toward anterior margin; CuA_2 and A_1 fusing far from margin; crossvein m-m far from origin of M_2 .

Abdomen brown, yellow stripes on first three segments. Tergite of first abdominal segment with silvery setae forming an iridescent band. Gonocoxite and gonostylus brown; gonocoxite wider than long; gonostylus strongly truncated distally, with a clump of setae; aedeagus long; ejaculatory apodeme exceeding base of terminalia; gonocoxal apodeme short; lateral ejaculatory process slender, parallel to ejaculatory apodeme (Figure 98); meso-anterior incision of tergite IX short (Figure 99); cercus brown.

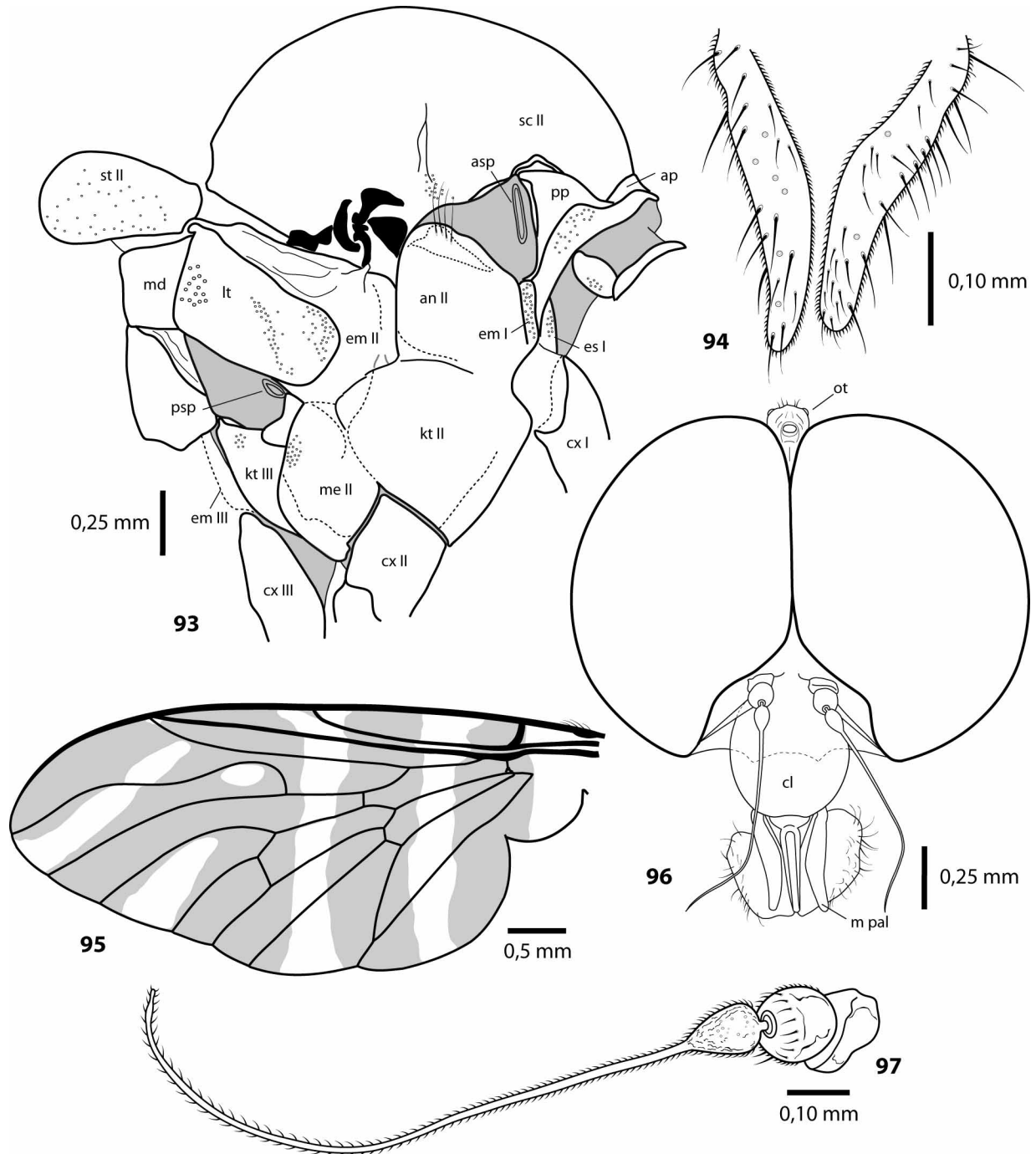
Female. For general description and terminalia characters, see Pimentel (1975).

Distribution. *Chrysopilus fascipennis* occurs in northern Brazil and British Guiana. The holotype was formerly considered to be collected in Fonteboa, State of Amazonas, but it was a misinterpretation made by Curran (1931), since the type label brings clearly Kartabo, in the British Guiana, as the type-locality.

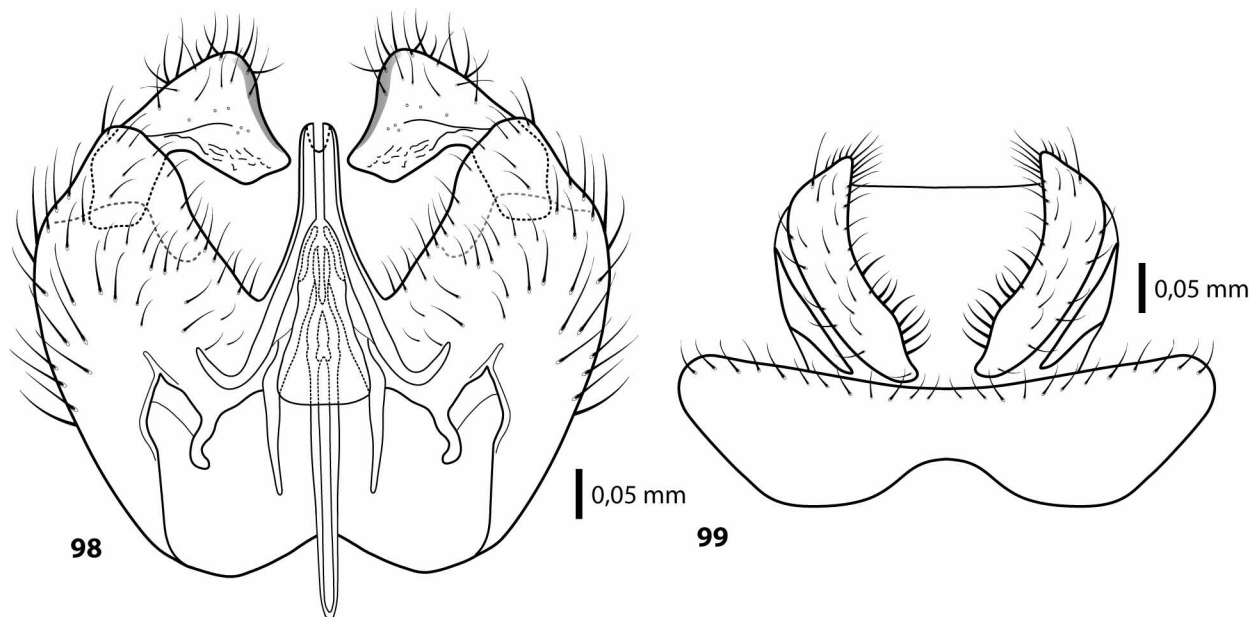
Final comments

Knowledge on the systematics of the Neotropical species of *Chrysopilus* is still too limited to allow a phylogenetic reconstruction of the group. A large portion of the species hitherto described lack information on wing

veins and, especially, on male and female terminalia features. A reexamination of many species would be required to obtain this kind of data before any phylogenetic scrutiny of the genus. It seems reasonable to suppose that the set of Neotropical species (maybe with the exception of some species in Mexico) compose a clade within the genus, but this would have to be formally demonstrated based on a worldwide phylogenetic study of *Chrysopilus*. At least some of the known species have diagnoses consisting basically of plesiomorphies, so the resulting taxa (and their distribution) do not correspond to real – natural or monophyletic – entities (Santos & Amorim, 2007). The solution of the problem depends on the reexamination of the types and the detailed redescription of the species.



FIGURES 93–97. *Chrysopilus fascipennis* sp. n., male: 93 — Thorax, 94 — Maxillary palpus, 95 — Wing, 96 — Head, 97 — Antenna.



FIGURES 98–99. *Chrysopilus fascipennis* sp. n., male: 98 — Terminalia, dorsal view, 99 — Terminalia, dorsal view.

Acknowledgements

The authors express sincere thanks to João M. F. Camargo (FFCLRP-USP), Maria Virginia Urso-Guimarães (UFScar), and Vera C. Silva (UNESP-Assis) for valuable criticisms and suggestions on the manuscript, Maria Isabel Protti A. Balbi (FFCLRP-USP) for the preparation of the material, and Carlos J.E. Lamas (MZSP) and David Grimaldi (AMNH) for loan of the material. This study was supported by FAPESP (grants number 2002/06222-0 and 2003/10.274-9) and CAPES fellowships.

References

- Amorim, D.S. & Rindal, E. (in press) A phylogenetic study of the Mycetophiliformia, with creation of the subfamilies Heterotrichinae, Ohakuneinae, and Chiletrichinae for the Rangomaramidae (Diptera, Bibionomorpha). *Zootaxa*.
- Amorim, D.S. & Silva, V.C. (2002) How far advanced was Diptera evolution in the Pangaea? *Annales de la Société Entomologique de France*, 38, 177–200.
- Coscarón, S. & Coscarón, M.C. (1995) A revision of the Southern Yungas realm species of genus *Chrysopilus* MACQUART (Insecta: Diptera: Rhagionidae). *Entomologische Abhandlungen Museum für Tierkunde Dresden*, 56, 259–275.
- Coscarón, S. & Coscarón, M.D.C. (2005) *Chrysopilus marumbiensis* sp. n. and a redescription of *C. consanguineus* Schiner (Diptera: Rhagionidae) from southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40, 209–212.
- Curran, C.H. (1931) New species of *Chrysopilus* from the Neotropical Region (Rhagionidae, Diptera). *American Museum Novitates*, 462, 1–9.
- Evenhuis, N.L. (1994) *Catalogue of the fossils flies of the world (Insecta: Diptera)*. Backhuys Publishers, Leiden, 600 pp.
- Hibbs, P. (2002) Phylogeny of the Rhagionidae *sensu lato* inferred from molecular and morphological evidence. *Proceedings of the 5th International Congress of Dipterology - Abstracts*, Brisbane, Australia: 101.
- James, M.T. (1968) Family Rhagionidae (Leptidae). *A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Vol. 29*. Departamento de Zoologia da Secretaria de Agricultura, São Paulo, pp. 12.
- James, M.T. (1975) Family Xylophagidae. *A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Vol. 24*. Departamento de Zoologia da Secretaria de Agricultura, São Paulo, pp. 6.

- James, M.T. & Turner, W.J. (1981) Rhagionidae. In: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators) *Manual of Nearctic Diptera. Vol. I.* Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 483–488.
- Kovalev, V.G. (1981) [The oldest representatives of the Diptera with short antennae from the Jurassic in Siberia]. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 3, 85–101 [in Russian].
- Krzeminski, W. & Krzeminska, E. (2003) Triassic Diptera: descriptions, revisions and phylogenetic relations. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 46 (Supplement), 153–184.
- Macquart, J. (1826) Insectes diptères du nord de la France. Asiliques, bombyliers, xylostomes, leptides, stratiomyides, xylophagites et tbaniens. *Mémoires de la Société royale des Sciences, de l'Agriculture et des Artes*, 1825, 324–499.
- McAlpine, J.F. (1981) Morphology and terminology - adults. In: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators) *Manual of Nearctic Diptera. Vol. I.* Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 9–63.
- Mostovski, M.B. (2000) Contributions to the study of fossil snipe-flies (Diptera: Rhagionidae). The genus *Palaeobolbomyia*. *Paleontological Journal*, 34 (Supplement 3), 360–366.
- Mostovski, M.B. & Jarzembowski, E.A. (2000) The first brachycerous flies (Diptera: Rhagionidae) from the Lower Jurassic of Gondwana. *Paleontological Journal*, 34 (Supplement 3), 367–369.
- Mostovski, M.B., Ross, A.J., Szadziewski, R. & Krzeminski, W. (2003) Redescription of *Simulidium priscum* Westwood and *Pseudosimulium humidum* (Brodie) (Insecta: Diptera: Rhagionidae) from the Purbeck Limestone Group (Lower Cretaceous) of England. *Journal of Systematic Palaeontology* 1(1), 59–64.
- Nagatomi, A. (1982a) Geographical distribution of the lower Brachycera (Diptera). *Pacific Insects*, 24, 139–150.
- Nagatomi, A. (1982b) The genera of Rhagionidae (Diptera). *Journal of Natural History*, 16, 31–70.
- Pimentel, T. (1975) Contribuição ao conhecimento de *Chrysopilus fascipennis* Bromley, 1931. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 78, 1–5.
- Rohdendorf, B.B. (1938) [Dipterous insects of the Mesozoic Karatau. I. Brachycera and Nematocera]. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk*, 7(3), 29–67 [in Russian].
- Santos, C.M.D. (2005). First record of genus *Atherimorpha* (Diptera: Rhagionidae) in Brazil, with description of a new species. *Zootaxa*, 1021, 37–43.
- Santos, C.M.D. (2006) Description of two new species of *Neorhagio* (Diptera, Tabanomorpha, Rhagionidae), and remarks on a controversial female character. *Zootaxa*, 1174, 49–62.
- Santos, C.M.D. & Amorim, D.S. (2007) Why biogeographical hypotheses need a well supported phylogenetic framework: a conceptual evaluation *Papéis Avulsos do Museu de Zoologia*.
- Sinclair, B.J. (1992) A phylogenetic interpretation of the Brachycera (Diptera) based on the larval mandible and associated mouthpart structures. *Systematic Entomology*, 17, 233–252.
- Sinclair, B.J., Cumming, J.M. & Wood, D.M. (1994) Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera - Lower Brachycera. *Entomologica Scandinavica*, 24, 407–432.
- Stuckenberg, B.R. (1973) The Athericidae, a new family in the lower Brachycera (Diptera). *Annals of the Natal Museum*, 21, 649–673.
- Stuckenberg, B.R. (1997) The genus *Chrysopilus* Macquart in the Afrotropics: faunal characteristics, a review of the South African Species, and descriptions of two new species (Diptera: Rhagionidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 18, 234–242.
- Stuckenberg, B.R. (2001) Pruning the tree: a critical review of classifications of the Homeodactyla (Diptera, Brachycera), with new perspectives and an alternative classification. *Studia Dipterologica*, 8, 1–41.
- Westwood, J.O. (1840) *An introduction to the modern classification of insects. Synopsis of the genera of British insects.* Longman, Orme, Brown, Green and Longmans, London, 587 pp.
- Wiegmann, B.M., Tsaur, S.-C., Webb, D.W., Yeates, D.K. & Cassel, B.K. (2000) Monophyly and relationships of the Tabanomorpha (Diptera: Brachycera) based on 28S ribosomal gene sequences. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 1031–1038.
- Woodley, N.E. (1989) Phylogeny and classification of the “Orthorrhaphous” Brachycera. In: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coordinators), *Manual of Nearctic Diptera. Vol. III.* Research Branch. Agriculture Canada, Ottawa, pp. 1371–1395.
- Yeates, D.K. (2002) Relationships of extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 21, 105–121.
- Zhang J.-f. (1993) Mesozoic gadflies (Insecta: Diptera). *Acta Palaeontologica Sinica*, 32, 662–672.
- Zhang, K., Yang, D. & Ren, D. (2006) The first snipe fly (Diptera: Rhagionidae) from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China. *Zootaxa*, 1134, 51–57.

Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 47(4):63-73, 2007

www.scielo.br/paz

ISSN impresso: 0031-1047

ISSN on-line: 1807-0205

WHY BIOGEOGRAPHICAL HYPOTHESES NEED A WELL SUPPORTED PHYLOGENETIC FRAMEWORK: A CONCEPTUAL EVALUATION

CHARLES MORPHY D. SANTOS^{1,2}
DALTON S. AMORIM^{1,3}

ABSTRACT

A growing number of biogeographical methods have attempted to describe formal means of reconstructing the biogeographical history of the organisms. Whatever the biogeographical method, however, the source of systematic information has to be well worked out. Taxonomic noise is sometimes a true impediment to properly deal with the complexity of life in its three-dimensional aspects, the threefold parallelism represented by form, space and time. This paper argues that historical systematics is a necessary basis for a historical biogeography. Organismal phylogenies or at least hypotheses of monophyly should be taken as the basis for the study of distribution patterns. Whenever a non-monophyletic taxon is misleadingly taken as monophyletic, erroneous interpretations in evolutionary analyses necessarily follow. When the proportion of paraphyletic taxa considered in an analysis is small, a general pattern may be obtained, but the interpretation of the biogeographical evolution of each paraphyletic taxon will be equivocated. The delimitation of areas of endemism also depends on the precision of the recovered phylogenetic information. Indices based on phylogenetic diversity allow the delimitation of areas for conservation of biological diversity. Despite the plethora of current available biogeographical methods, biogeography is not a mess, as was pointed elsewhere. The order in the discipline is subtle: as biogeography intends to comprehend the living world based on the study of the form, space and time, a phylogenetic framework is a basic requirement. The lack of reliable biogeographical primary information – historical taxa – certainly creates severe obstacles for historical biogeography.

KEYWORDS: Biogeography, cladistics, conservation, endemism, monophyly, phylogeny, species.

INTRODUCTION

Biogeography is a field with a long, rich and often controversial intellectual heritage, extending back to the very first studies of the natural world (Nelson,

1978; Nelson & Platnick, 1981; Mayr, 1982; Humphries & Parenti, 1999; Papavero *et al.*, 2000; Nelson & Ladiges, 2001; Crisci *et al.*, 2003; Lieberman, 2003; Williams & Ebach, 2004; Heads, 2005b). The essential goals of the discipline can be synthesized in two main

1. Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia e Evolução, Avenida Bandeirantes, 3900, 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brasil.

2. e-mail: charlesmorphy@pg.ffclrp.usp.br

3. e-mail: dsamorim@usp.br

points, the discovery of the patterns of spatial distribution attained by life on earth – the manner biological groups are displayed on world's geography – and the means by which this distribution was achieved – both in terms of mechanisms and processes (Platnick & Nelson, 1978; Rosen, 1978; Ebach & Humphries, 2003; Ebach *et al.*, 2003; McDowall, 2004). In order to answer the fundamental question “Why are taxa distributed where they are today?” (Platnick & Nelson, 1978:1), for centuries biogeographers have attempted to establish the paths that led to the current spatial distribution of life on earth's surface.

Traditionally, biogeography has been divided in ecological and historical biogeography. Ecological biogeography is often restricted to groups of lower taxonomic rank and smaller geographical areas, and is concerned with processes such as climate or other physical or environmental factors occurring over short temporal scales. Historical biogeography examines events and processes occurring over a long time span, based on causes that existed in the past and with consequences to large sets of organisms (for a review, see Morrone & Crisci, 1995). Such a division, however, has been recently challenged (Lieberman, 2003; Riddle, 2005). It is clear that patterns are neither wholly historical nor wholly ecological. At any time, ecological processes play an important role in shaping the effect of ongoing historical processes. In short, ecological biogeography is also historical, and *vice-versa*. Herein, biogeography will be always mentioned in its temporal, i.e. historical, perspective.

A well-known metaphor created by Croizat (1964) suggests that the diversity of life is a historical, three-dimensional phenomenon, the three elements being form (similarities and differences in the attributes of the organisms), space and time. The view that biogeography is concerned with the history of biological entities in space is quite widespread. However, the impossibility of fully understanding the biogeography without the other two components is, perhaps, not as well recognized, in spite of the claims that there is no such a thing as an absolute space – space is a relative concept, only comprehensible if considered mutually with the other two sides of Croizat's saying (Croizat, 1964, 1982; Craw *et al.*, 1999; Crisci, 2001; Ghehan, 2001; and other panbiogeographic studies). If earth and life really evolve together (Croizat, 1958), the patterns of biotic distribution and the connections between biotas are undisputable outputs of the evolutionary process.

Phylogenies are biological hierarchical patterns resulted from descent with modification through time (Hennig, 1966). Obviously, evolution takes place

somewhere – life is evolving in space and time. As evolution means nothing without the spatial component, does any spatial component mean anything without evolution? As the natural world has an inherent hierarchy provided by descent with modification, we can use such biological hierarchical patterns in order to recognize historical spatial relationships. As pointed by many authors, particularly those working under a cladistic (or a vicariance) approach (Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1999; Santos, 2005), historical biogeography necessarily must be underlined by phylogenies of organisms to take for grant the consequences of common descent upon the distribution of life over the globe.

In the words of Nelson (1978:269), “biogeography is a strange discipline”. This seems a widespread view: biogeography is frequently seen with skepticism and considered one of the most complex disciplines of comparative biology. It is time-consuming, deeply dependent on systematic information, and interrelated to a great sort of evidences provided by other branches of science, such as geology, geography, paleontology, molecular biology, and ecology. Many things have been told about the apparent “mess of methods” into which the field is immersed, but the claims are not completely unfounded: it is not possible to infer complex histories solely using a straightforward, naïve biogeographical method. Areas, unlike most known taxa, are quite open systems and often have multiple and complicated histories, so there are no simple answers to explain biogeographical patterns (Funk, 2004). The enormous sequences of modifications on the face of the earth in the last 3.8 billion years, with emergence of new terranes, continental drift, coalescence, and fragmentation, and their implication for organismal distribution, with extinction, disjunction, and dispersal, turn “areas” into very complex entities. Crisci (2001:165) accurately synthesizes this intricacy when he says that “probably we will never see it [the biogeographical history] totally revealed”.

From a methodological point of view, none of the presently available algorithms for biogeographical analysis are able to deal at the same time with the complete multivariate properties of real data that should be considered during a biogeographical analysis, like directional dispersal, multiple areas with single terminal branches, failures in vicariance, redundant distributions (paralogy), missing areas caused by extinction, and so on. An alternative in absence of such a unified methodological tool is an integrative approach (Morrone & Crisci, 1995; Donoghue & Moore, 2003), with the application of different methods at each step of the analysis, taking advantages of the merits of

each one. Notwithstanding, this approach is still too “loose” and quite close to compromise solutions. For instance, how to define which method is the best for a specific situation, since the answers are not known *a priori*? Is it possible to create a method that embraces all the multifaceted needs of biogeography in order to turn it into a full-blown autonomic discipline with its own principles? The answer is probably no – at least for the time being. Irrespective of the complexity of the field of research, there is additionally some degree of clash between divergent schools of biogeography. As Malte Ebach points in his debate with Juan Morrone (Ebach & Morrone, 2005:2181), “Biogeography is a field that cannot communicate with one language or one voice because there is a multitude of conflicting ideas and aims”.

Anyway, a synthetic or a cut-and-dried recipe is not the solution. The conceptual framework for handling the distribution of organisms and events in space is the phylogenetic perspective. What must remain common to the whole biogeography-ground practice, no matter which kind of scientific heritage is being considered, is phylogeny. As Hennig (1966) pointed out (what has been considered a common place since Wallace’s ideas (1858, 1876) about the origin of species), there is a close and recognizable relationship between a species and the space it occupies. The dictum is one of the foundations of modern historical biogeography, and led to the development of a whole new set of practices based on the idea that phylogenetic relationships are biogeographically informative, the so-called cladistic biogeography.

This article intends to advocate for the necessity of phylogenies for historical biogeographical methods, especially regarding the quality of taxonomic data used to recognize areas of endemism and the historical relationships among them. Without reliable delimitation of the groups under inquiry (whatever the taxonomic rank), it is impossible to obtain consistent biogeographical hypotheses. As a corollary, the quality of biogeographical databases is deeply relevant to the identification of priority areas for conservation, which emphasize the meaning of systematics to biogeography.

The value of biogeographical reconstructions relies entirely on available evidence supporting monophyletic lineages in which they are based upon. Thus, misleading information (i.e., non-historical taxa) is a major constraint for the reliable recovery of biogeographical history. Not only is a particular biogeographical reconstruction of non-existing biological entities foolish, but false taxa generate incorrect information in the quest for general biogeographical

patterns. It is now well understood that the complexity of historical reconstructions makes any noise in raw data due to the inclusion of non-historical groups a severe handicap to the overall analysis, as we will see further in this essay. Hence, biogeographical tools – techniques, procedures, or even entire methods – should treat their subject under a strictly phylogenetic perspective. Any method or researcher that resists the notion that systematics is the basis for historical biogeography will be absorbed in many difficulties and misunderstanding in addition to those integral of any biogeographical analysis, already hard enough to deal with. Paraphrasing Nelson (1994), after Dobzhansky (1973), nothing in historical biogeography makes sense except in the light of systematics.

Previous organismal phylogenies, or at least hypotheses of monophyly of given taxa, should be taken as the basis for the study of distribution patterns – this statement could be seen as valid not just for cladistic biogeography but also for panbiogeography or any other historical biogeographical method. Once hypotheses of monophyly of different taxa are taken and analyzed together, the hypothesized relationship among the areas derived from the sister-group relationships can be corroborated and explained as a general pattern, abandoned in favor of an alternative explanation, or even considered as a unique event. Phylogenies therefore reveal what genealogical relationships say about the relationships between the areas the organisms occupy.

Monophyly and endemism

The comments above could be considered at first sight obvious and self-evident to biogeographers, but the present state of biogeography literature shows that they are not. The notion that paraphyletic taxa should be recognized and accepted in biological classifications, for example, is still quite pervasive, as can be noted from the manifesto organized by Nordal & Stedje (2005) and some other recent papers on the subject (Brummit, 2006; Hörandl, 2006). Actually, major problems would be minimized if some of the fundamentals presented in the first section of this article were taken for granted prior to biogeographical studies or methodological developments. Let us consider the species problem as an example of the need of sharp systematic tools for biogeography. As pointed by Wheeler & Meier (2000), no matter what kind of scientific responses are offered to the current biodiversity crisis, whether it is the establishment of what groups and how many organisms live on the planet

nowadays or the comparison of relative diversity and relationships among two or more taxa or areas, they will always rely upon a general consensus about what a species is. The delimitation of the basic units of biological diversity affects estimates of species diversity, historical-evolutionary analysis of these units, understanding of patterns of gene flow within or among these units, delimitation of areas of endemism and so on (Cracraft, 1997, 2000). Systematic accuracy really does make an enormous difference in the way the natural world is described and understood.

In many cases species as taxa correspond to a set of populations not directly related even though grouped under the same name – sometimes referred to as “paraspecies” (Ackery & Vane-Wright, 1984), “metaspecies” (Donoghue, 1985; Mishler & Brandon, 1987), or “agamospecies” (e.g., Meier & Willmann, 2000; Willmann & Meier, 2000). In other words, names of species do not always correspond to real, historical systems. The inclusion of non-monophyletic species in classifications has been advocated in the literature (e.g., Crisp & Chandler, 1996), but we strongly disagree with this position from a conceptual perspective. Whenever a non-monophyletic taxon, at whatever rank, is incorrectly taken as a valid systematic unity under an evolutionary perspective (homology character evolution, biogeography, conservation), the performed analysis will be flawed.

This seems to be largely overlooked even in part of the scientific community due to the persistence of an idealistic or essentialist understanding of the nature of species. It is a widespread idea that when there is a species name in existing classifications, there is necessarily a corresponding real biological entity – rather than “conglomerations of two or more species [or populations] that we have not yet succeeded in diagnosing” (Wheeler & Platnick, 2000). Notwithstanding, biological classification is real science, and names in a classification are scientific hypotheses. Under some concepts of biological species (e.g., Wheeler & Platnick, 2000), true species without autapomorphies are actually conceivable. But this is not necessarily true the other way around: not all species level taxa without autapomorphies are real entities. Nevertheless, it is not the case to advocate here that individual organisms should be used as the terminal entities in cladistic analysis in order to distinguish monophyletic groups that can be considered real species, rather than supposed interbreeding “groups” of non-related entities, as proposed by Vrana & Wheeler (1992) and by some Phylocode adherents (for a review, see Pickett, 2005). This is an extreme view – the distinction of species is made for and prior to a cladistic analysis (Wheeler & Platnick, 2000).

In fact, as stated above, many available species names actually refer to monophyletic groups comprising two or more different species (Figure 1A). Other names correspond to paraphyletic or polyphyletic groups of species (Figure 1B) or populations (Figure 1C). If all species names really corresponded to historical units, some biogeographical methods not based on previous phylogenies would be safe. But the real world is much trickier and the output of systematic activity (the classification at all levels) is subject to failure. For instance, Crisp & Chandler (1996) estimated that “the proportion of paraphyletic and metaphyletic species may be 50% or higher”. If true, this would be a tragedy for group studies performed without a truly phylogenetic perspective and for non-phylogenetic methods in biogeography. The example of *Drosophila serido* (Manfrin & Sene, 2006) is illustrative as to how detailed and extensive systematic effort is necessary (in this case including even chromosomal features) to demonstrate that a “species” is paraphyletic, eliminating an enormous amount of misinformation (about character homology, larvae biology, biogeographical patterns, false jump dispersal events, etc.) prompted by a misconstrued taxon at the species level. The split of *D. serido* in five different species and the proposal of a phylogenetic hypothesis including all new species and *D. borborema*, the sister-group of *D. serido stricto sensu*, allowed a new view of the biogeographical relationships among the components of this group and its evolution (Figure 2).

Some authors, as Rage & Jaeger (1995), understood that paraphyletic taxa can be useful in biogeographical studies, “the only deficiency” being the missing part of the taxa! It is exactly because, unlike monophyletic groups, paraphyletic and polyphyletic taxa do not represent complete hierarchical patterns of character distribution that they are sources of error. The inclusion of such non-monophyletic entities as primary data in biogeographical analyses results in an incorrect depiction of the historical hierarchy among areas (for supraspecific taxa) or an incorrect delimitation of species distribution (for the species level). Monophyletic groups are necessary because they reflect the natural affinity of whatever kinds of biological entities are considered, and the discovery of such natural affinities – i.e. common descent – depends on phylogenetic scrutiny.

Areas of endemism and methods

The phylogenetic perspective in biogeography is also valuable in the conservation effort. Indices based

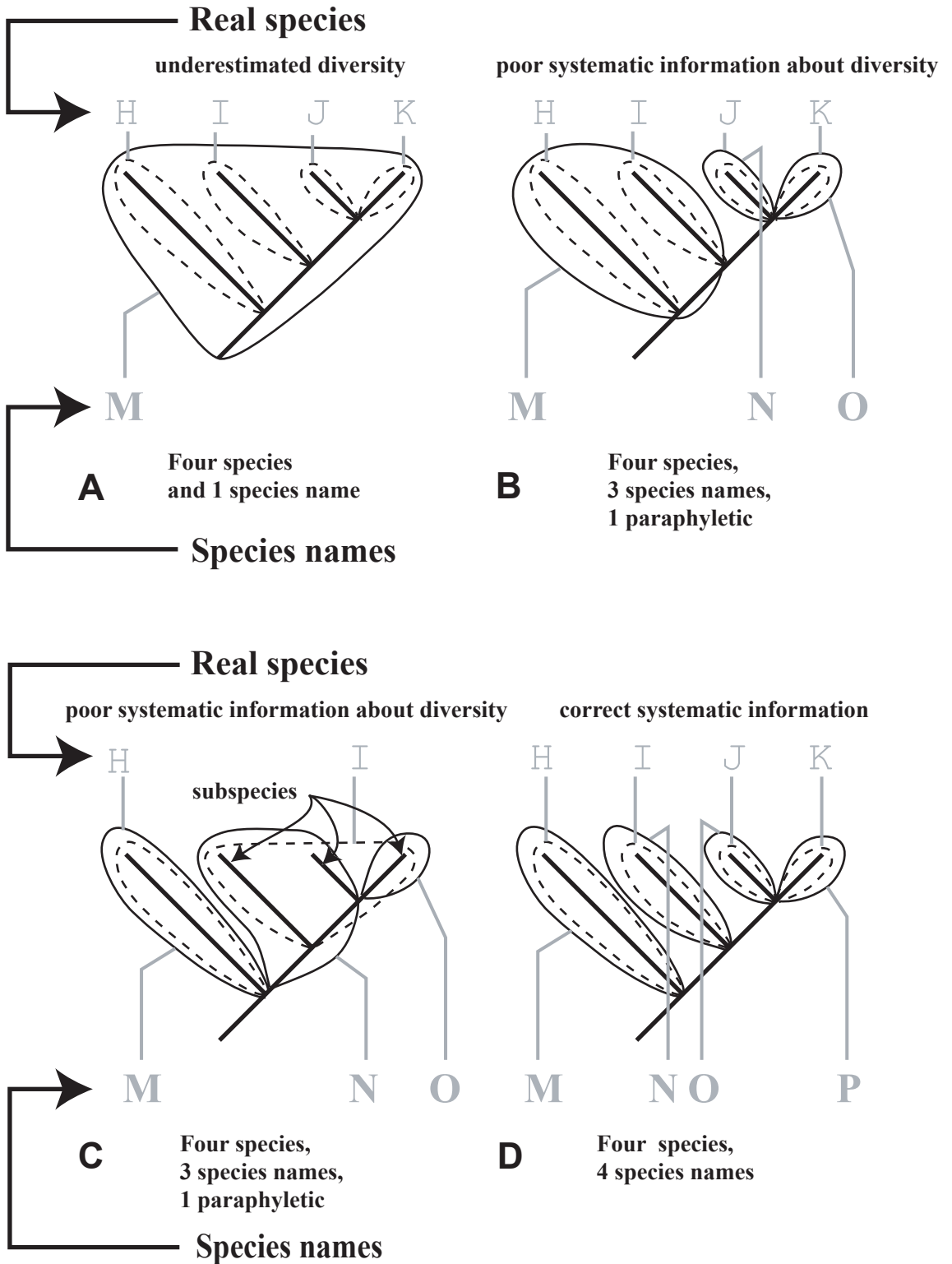


FIGURE 1: Relationship between species and species names in classifications. H-K correspond to existing biological species (I, J, and K to subspecies in C); M-P correspond to species names in biological classifications. A. Nominal species M corresponds to a monophyletic group of species. B. Nominal species M corresponds to a paraphyletic group of species. C. Nominal species N corresponds to a paraphyletic group of subspecies. D. All species names correspond to real species.

on phylogenetic diversity provide a measure of how species diversity is distributed among monophyletic groups, and allow the scientific delimitation of areas for biological diversity conservation (Nixon & Wheeler, 1992; Wheeler, 1995; Wheeler & Platnick, 2000). Figure 3 presents a hypothetical example (based on a previous discussion by Wheeler & Platnick, 2000) of how such knowledge of phylogenetic diversity is essential to the politics concerning the maintenance of species diversity. Even though there is an equal number of species in both areas A and B, the phylogenetic

background clearly shows that the conservation of area B should be prioritized – it has a large number of distantly related monophyletic groups and, hence, more biological diversity, when compared to area A, which contains closely related species of a single monophyletic group.

As species are the basic unities in systematics, so areas of endemism are the basic unities in biogeography. However, despite the crucial role of the concept of areas of endemism in biogeography, since the works of de Candolle (1820) endemism has been

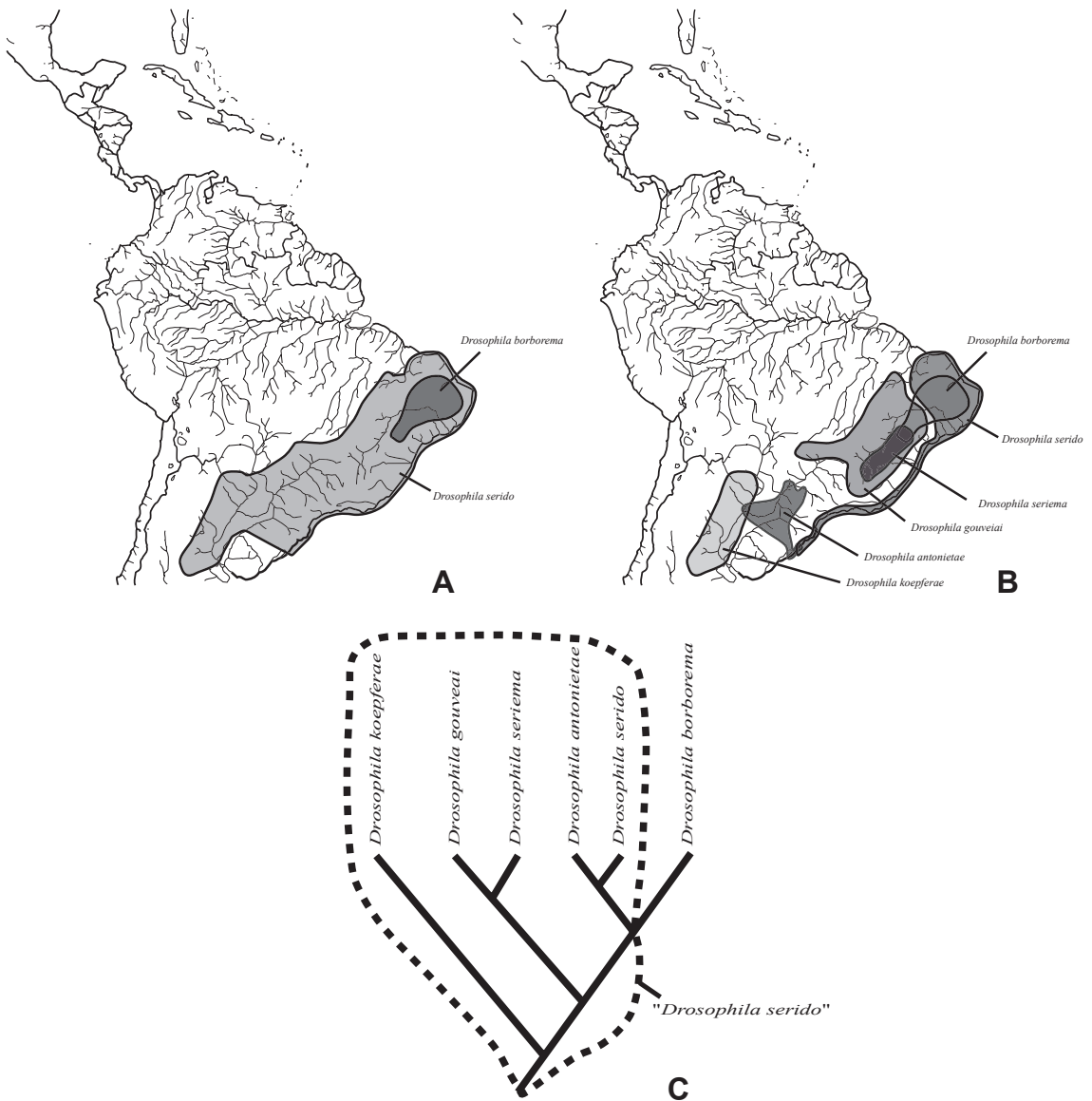


FIGURE 2: The concept of the cactophilous "*Drosophila serido*" before and after the proper understanding of the phylogenetic relationships "below the species level". A. Distribution of *D. serido* and of its "sister species", *D. borborema*. B. Distribution patterns after the discovery of the species previously included as groups of *D. serido* and their relationships with *D. borborema*. C. Phylogenetic relationships in the group.

defined in a vague manner and the criteria used to identify such areas, far from being well-established, have been developed over centuries (Nelson, 1978; Nelson & Platnick, 1981; Anderson, 1994; Humphries & Parenti, 1999; Hausdorf, 2002; Szumik *et al.*, 2002; Hausdorf & Hennig, 2003; Szumik & Goloboff, 2004). An “area of endemism” means many things to many people, depending on their background and purpose of investigation. Nevertheless, the delimitation of areas of endemism is the very first procedure in many biogeographical studies. How to proceed in this situation? An area of endemism is not an area of distribution (Santos, 2005) and its recognition is

much more complex than merely plotting taxonomic occurrences on a map. This position is in accordance to that advocated by Harold & Mooi (1994), to whom an area of endemism is a true historical unity, and to define it accurately biogeographers should necessarily take history into account. Distributional patterns can be considered sources of biogeographical information only in the context of the genealogical relationships within the inhabiting organisms.

As stated by Harold & Mooi (1994), an area of endemism is a geographic region in which are distributed two or more monophyletic taxa that exhibit phylogenetic and distributional congruence, with their

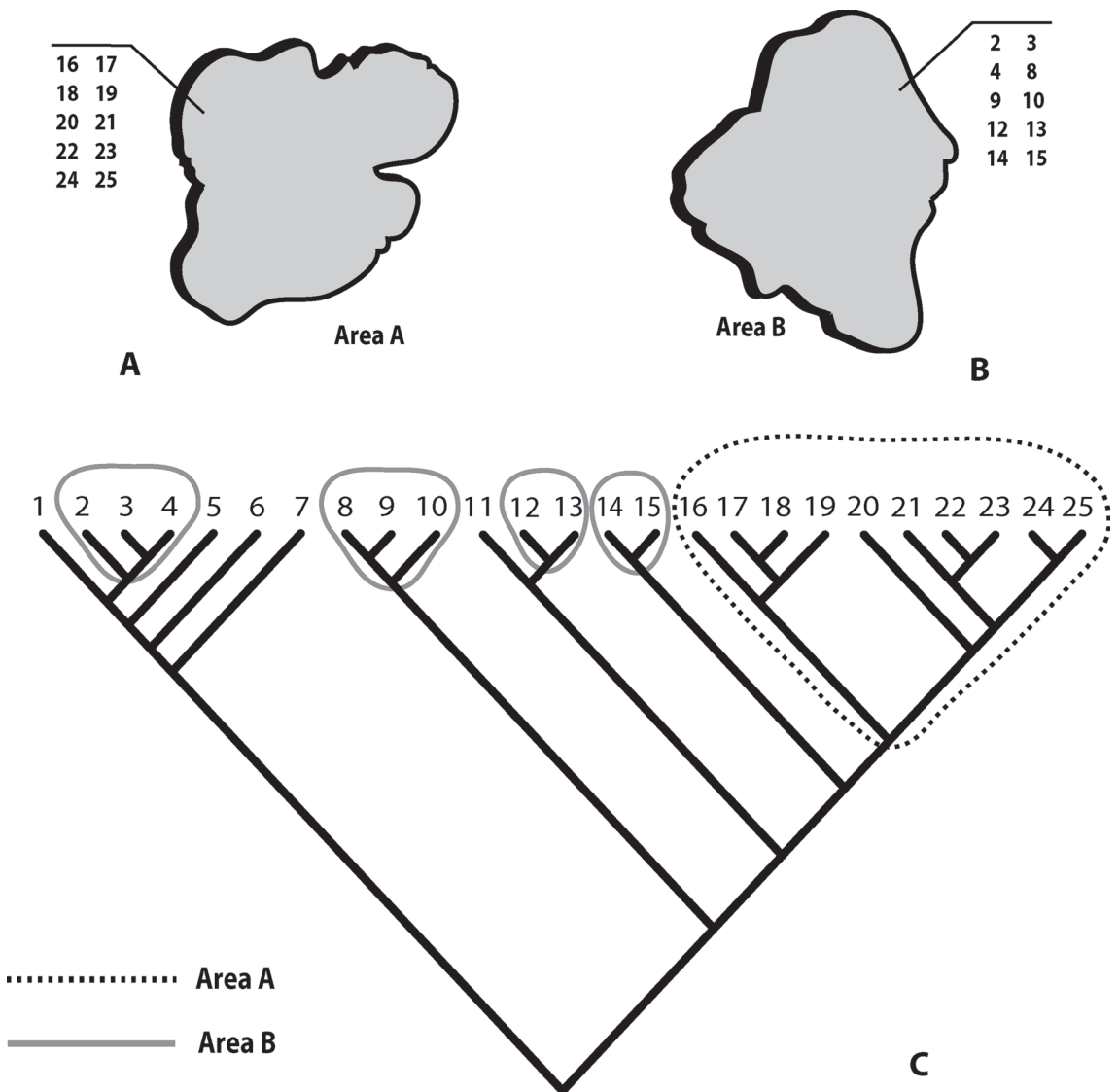


FIGURE 3: Areas A and B have the same number of species (10 species each). A. Distribution of species 16-25 in area A. B. Distribution of species 2-4, 8-10 and 12-15 in area B. C. Phylogenetic relationships including the taxa distributed in areas A and B showing that area B has a larger number of distantly related monophyletic groups than A.

respective relatives occurring in other such defined regions. According to them, the delimitation of an area of endemism is a two-step approach: (1) a basic taxonomic/distributional level analysis in which the taxa are chosen, their relationships hypothesized and their distributions delimited; and (2) a testing phase, in which other groups are inserted into the analysis in order to corroborate (or refute) these distributions as indicating areas of endemism, and to test the historical reality of those areas. In short, the establishment of an area of endemism is unable to accomplish without the determination of spatially congruent monophyletic entities.

Historical biogeographical methods aim to (1) recognize spatial homology, (2) identify areas of endemism, (3) formulate hypotheses about area relationships, and (4) recognize the role of past and present events causing spatial distributions (Morrone & Crisci, 1995; McDowall, 2004; Santos, 2005). Among biogeographical procedures, Parsimony Analysis of Endemicity (or PAE) (Rosen, 1988) has been used to delimit areas of endemism based on their shared taxa according to the most parsimonious solution. Sampled localities, usually quadrats drawn over a map, are taken as analogous to shared derived characters (synapomorphies) in phylogenetic analyses. Shared areas in the distribution of species are assumed to indicate shared unique biological history (Rosen, 1988; Rosen & Smith, 1988; Morrone & Crisci, 1995; Brooks & van Veller, 2003). To PAE, phylogenetic relationships of groups are not relevant to the construction of area relationships. PAE is a method that intends to identify areas of endemism and the relationships among them but, as a non-phylogenetic reconstruction procedure, it is unable to distinguish whether an area is historically more closely related to another with regard to a third one (*contra*, see Nihei, 2006).

According to Morrone (1994), PAE is a helpful tool to establish areas of endemism. However, PAE users only plot taxonomic occurrence on a map in search for congruent distributional patterns of two or more species. Checking congruence in spatial distribution is a trivial procedure and does not provide any sound evidence to determine natural or historical boundaries among the areas of endemism. The recognition of the spatial distribution of a historical entity is not the same thing as the definition of an area of endemism (Harold & Mooi, 1994; Santos, 2005).

Szumik *et al.* (2002) and Szumik & Goloboff (2004) recognized the correctness of Harold & Mooi's (1994) definition, but pointed out the operational difficulties of the criteria proposed by them, and suggested an optimally criterion that provides a way to

assign a score of endemism to a given area regardless of how that area was firstly hypothesized. As said before, to study the history of connections and disjunctions between areas is a difficult task because even fundamental biogeographical patterns such as endemism are easily obscured. Despite the methodological difficulties, it is quite clear that it is not possible to properly depict the boundaries of areas of endemism without a phylogenetic perspective to correctly identify monophyletic groups. In a brief commentary, Knapp (2005) raised two fundamental benchmarks about biogeography: a careful taxonomic work, and a good definition of areas of endemism. Further: "without good species delimitation and definition, the terminals used in the cladograms or phylogenies are meaningless and without good phylogenetic hypotheses a scientist cannot relate the history of distribution to the history of the organisms" (Knapp, 2005:4).

The same problem of lack of historical connection – in other words, of evolutionary connection – between specimens, populations and species is seen in phylogeography. The method was originally proposed by Avise *et al.* (1987) and can be defined as "the study of the principles and processes governing the geographic distribution of genealogical lineages at intraspecific level using mitochondrial DNA (mtDNA) in animals and chloroplast DNA (cpDNA) in plants" (Posadas *et al.*, 2006:397). Phylogeography supposedly intends to understand the distributional history of populations and to depict the history of areas in which they inhabit. In phylogeography, individuals are genotyped and assigned to maternal lineages and the resulting branched diagram is related to patterns of geographic distribution. This approach assumes the possibility of vicariance and extinction, but attempts to emphasize the role of dispersal in shaping distributional patterns (Ebach & Humphries, 2002; Morrone, 2002). The definition is alright and it would be nice if the algorithm producing the "phylograms" and biogeographical explanations actually generated evolutionary connections. It is naïve to suppose that because the work is below the species level, the connections between the individuals would be of some other kind. If the connections are not historical (i.e., a phylogeny), what connects individuals and populations? The answer is straightforward: similarity. The fact that the source of data is molecular does not make the problem different from that of morphology. The systematic literature of the 1970s and 1980s has well demonstrated that "similarity" is not a positive indication of kinship relations. Some authors criticize phylogeography considering it as a restricted and blinkered approach in a complex multifaceted discipline

(biogeography) which fails to consider its historical context (*e.g.*, Ebach *et al.*, 2003). From a biogeographical point of view, Heads (2005a) is even more incisive in claiming that the whole theory and practice of phylogeography is not centered on hypotheses testing but on reiterating the dispersalistic view of Matthew (1915), of the so-called New York School of Zoogeography (Nelson & Ladiges, 2001), and the phylogenetic biogeography, based on centre of origin and the progression rule (Heads, 2005a; Santos, *in press*).

On the need for systematics

Nowadays, governmental institutions and professional organizations responsible for developing environmental policies to define areas of conservation have increasingly valued biogeographical studies. Delimitation of areas of endemism, evaluation of diversity and recognition of areas of interface between biomes – typical academic outputs of biogeographical analyses in the past – are now seen as important sources of information for the creation of databases used in the delimitation and maintenance of conservation units. Discussions and debates on biogeography, much more than simple quarrels about semantics or scientific idiosyncrasies, run out of the lab and reach a part of society that is not aware of what goes on within academic walls. There has been some pressure over taxonomy for faster production of species names, with criticisms to whatever could retard this activity – the so-called taxonomic impediment (Carvalho *et al.*, 2005). But of what use is poor systematics for conservation if it results in unreliable source of information? Systematics cannot compromise itself by furnishing such untrustworthy data.

There is a need to put order into biogeography. This does not mean biogeographers should unifying in a single method the current plethora of theories, ideas and procedures of the discipline, all of them with different scopes and intentions. The multiplicity of ways of thinking in biogeography is absolutely salutary to the enrichment of our knowledge of the natural world and to guide our actions toward its protection. The order in the field is more subtle: every biogeographical study requires a phylogenetic framework in order to properly describe aspects of the living world based on the study of the triumvirate space, form and time. As said by Gareth Nelson in a lecture in 1969 (reproduced in Williams & Ebach, 2004:710): “The Recent biota is not simply life, but life ordered and diversified by time and space”. During the history of biological systematics, especially after the Darwin-

Wallace revolution of the 19th century, there was a search for a method that would truly discover the history of the natural affinities among the organisms in their classifications. After the excited debates in the 1970s and 1980s on the nature of the phylogenetic inquiry, it seems now to be the established paradigm that Hennig’s approach is such a method, and phylogenies are the reference systems of comparative biology. Likewise, historical biogeographers who believe that their field is a part of a broad evolutionary research program should consider phylogenies as the reference system to all biogeographical studies. Methods that do not take into account monophyly and congruence among phylogenies of taxa of similar distribution at whatever taxonomic level (as PAE, some phylogeographical procedures or even panbiogeography made without reliable systematic work) will naturally perish.

RESUMO

Um crescente número de métodos biogeográficos tem buscado descrever maneiras formais de reconstruir a história biogeográfica dos organismos. Entretanto, para qualquer método biogeográfico empregado, a fonte de informação sistemática deve ser precisa. Ruído taxonômico é por vezes um verdadeiro obstáculo para se tratar apropriadamente da complexidade da vida no seu aspecto tridimensional, representado pelo triplo paralelismo forma, espaço e tempo. Esse artigo defende que a sistemática é o fundamento necessário para a biogeografia histórica. Filogenias de organismos ou ao menos hipóteses de monofiletismo devem ser a base para o estudo de padrões de distribuição. Táxons não-monofiléticos tomados erroneamente como monofiléticos resultarão em interpretações incorretas nas análises evolutivas. Quando a proporção de táxons parafiléticos considerada em uma análise é pequena, um padrão geral pode ser obtido, mas a interpretação da evolução biogeográfica de cada táxon parafilético será equivocada. A delimitação de áreas de endemismo, da mesma forma, também depende da precisão da informação filogenética. Além disso, índices baseados na diversidade filogenética permitem a delimitação de áreas para a conservação da diversidade biológica. Apesar da plethora de métodos biogeográficos correntes, a biogeografia não é uma confusão, como foi apontado anteriormente. A ordem nessa disciplina é sutil: como a biogeografia pretende compreender o mundo natural baseando-se no estudo de forma, tempo e espaço, um arcabouço filogenético é condição essencial. A ausência de informação biogeográfica primária confiável – táxons históricos – cria sérios obstáculos para a biogeografia histórica.

PALAVRAS-CHAVE: Biogeografia, cladística, conservação, endemismo, espécies, filogenia, monofiletismo.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank Guilherme Ribeiro for his comments and suggestions. Dr. Malte Ebach, Dr. Peter Cranston and two anonymous referees recommended substantial improvements to the manuscript, for which we are sincerely grateful. Research was supported by CAPES and FAPESP (process 03/12074-9).

REFERENCES

- ACKERY, P.R. & VAN-WRIGHT, R.I. 1984. *Milkweed butterflies: their cladistic and biology*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- ANDERSON, S. 1994. Area and endemism. *The quarterly review of biology*, 69:451-471.
- AVISE, J.C.; ARNOLD, J.; BALL, R.M.; BERMING-HAM, E.; LAMB, T.; NEGEL, J.E.; REEB, C.A. & SAUNDERS, N.C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetic and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18:489-522.
- BROOKS, D.R. & VAN VELLER, M.G.P. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 30:819-825.
- BRUMMIT, R.K. 2006. Am I a bony fish? *Taxon*, 55:268-269.
- DE CANDOLLE, A.P. 1820. Essai élémentaire de géographie botanique. In: *Dictionnaire des sciences naturelles*. Flevrault, Strasbourg, v.18.
- CARVALHO, M.R.; BOCKMANN, F.A.; AMORIM, D.S.; DE VIVO, M.; DE TOLEDO-PIZA, M.; MENEZES, N.A.; DE FIGUEIREDO, J.L.; CASTRO, R.M.C.; GILL, A.C.; MCEACHRAN, J.D.; COMPAGNO, L.J.V.; SCHELLY, R.C.; BRITZ, R.; LUNDBERG, J.G.; VARI, R.P. & NELSON, G. 2005. Revisiting the taxonomic impediment. *Science*, 307:353.
- CRACRAFT, J. 1997. Species concept in systematics and conservation biology: an ornithological viewpoint. In: Claridge, M.A., Dawah, H.A. & Wilson, M.R. (Eds.), *Species: the units of diversity*. Chapman & Hall, London, p.325-339.
- CRACRAFT, J. 2000. Species concept in theoretical and applied biology: a systematic debate with consequences. In: Wheeler, Q.D. & Meier, R. (Eds.), *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York, p.3-14.
- CRAW, R.C.; GREHAN, J.R. & HEADS, M.J. 1999. *Panbiogeography: tracking the history of life*. Oxford University Press, New York.
- CRISCI, J.V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, 28:157-168.
- CRISCI, J.V.; KATINAS, L. & POSADAS, P. 2003. *Historical biogeography: an introduction*. Harvard University Press, Cambridge.
- CRISP, M.D. & CHANDLER, G.T. 1996. Paraphyletic species. *Telopea*, 6:813-844.
- CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography*. Published by the author, Caracas.
- CROIZAT, L. 1964. *Space, time, form: the biological synthesis*. Published by the author, Caracas.
- CROIZAT, L. 1982. Vicariance, vicariism, panbiogeography, vicariance biogeography, etc. a clarification. *Systematic Zoology*, 31:291-304.
- DOBZHANSKY, T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *American Biology Teacher*, 35:125-129.
- DONOGHUE, M.J. 1985. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *Bryologist*, 88:172-181.
- DONOGHUE, M.J. & MOORE, B.R. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, 43:261-270.
- EBACH, M.C. & HUMPHRIES, C.J. 2002. Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of Biogeography*, 29:427-444.
- EBACH, M.C. & HUMPHRIES, C.J. 2003. Ontology of biogeography. *Journal of Biogeography*, 30:959-962.
- EBACH, M.C.; HUMPHRIES, C.J. & WILLIAMS, D.M. 2003. Phylogenetic biogeography deconstructed. *Journal of Biogeography*, 30:1385-1396.
- EBACH, M.C. & MORRONE, J.J. 2005. Forum on historical biogeography: what is cladistic biogeography? *Journal of Biogeography*, 32:2179-2187.
- FUNK, V.A. 2004. Revolutions in historical biogeography. In: Lomolino, M.V.; Sax, D.F. & Brown, J.H. (Eds.), *Foundations of biogeography: classic papers with commentaries*. University of Chicago Press, Chicago and London, p.647-657.
- GREHAN, J.H. 2001. Panbiogeografía y la geografía de la vida. In: Llorente, J. & Morrone, J.J. (Eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, México, p.181-195.
- HÖRANDL, E. 2006. Paraphyletic versus monophyletic taxonomic evolutionary versus cladistic classifications. *Taxon*, 55:564-570.
- HAROLD, A.S. & MOOI, R.D. 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Systematic Biology*, 43:261-266.
- HAUSDORF, B. 2002. Units in biogeography. *Systematic Biology*, 51:648-651.
- HAUSDORF, B. & HENNIG, C. 2003. Biotic element analysis in biogeography. *Systematic Biology*, 52:717-723.
- HEADS, M. 2005a. Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. *Cladistics*, 21:62-78.
- HEADS, M. 2005b. The history and philosophy of panbiogeography. In: Morrone, J.J. & Llorente, J. (Eds.), *Regionalización Biogeográfica en Iberoamérica y Tópicos Afines*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, p.67-123.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- HUMPHRIES, C.J. & PARENTI, L.R. 1999. *Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions*. 2nd edition. Oxford University Press, Oxford.
- KNAPP, S. 2005. Biogeography: space, form and time. *Journal of Biogeography*, 32:3-4.
- LIEBERMAN, B.S. 2003. Unifying theory and methodology in biogeography. *Evolutionary Biology*, 33:1-25.
- MATTHEW, W.D. 1915. Climate and evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 24:171-318.
- MAYR, E. 1982. *The growth of biological thought*. Harvard University Press, Cambridge.
- MANFRIN, M.H. & SENE, F.M. 2006. Cactophilic *Drosophila* in South America: a model for evolutionary studies. *Genetica*, 126:57-75.
- MCDOWALL, R.W. 2004. What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography*, 31:345-351.
- MEIER, R. & WILLMANN, R. 2000. The Hennigian species concept. In: Wheeler, Q.D. & Meier, R. (Eds.), *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York, p.30-43.
- MISHLER, B.D. & BRANDON, R.N. 1987. Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept. *Biology & Philosophy*, 2:397-414.
- MORRONE, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43:438-441.
- MORRONE, J.J. 2002. El espectro del dispersalismo: de los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 61:1-14.

- MORRONE, J.J. & CRISCI, J.V. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26:373-401.
- NELSON, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *Journal of Historical Biology*, 11:269-305.
- NELSON, G. 1994. Homology and systematics. In: Hall, B.K. (Ed.), *Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego, p.101-149.
- NELSON, G. & LADIGES, P.Y. 2001. Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. *Australian Journal of Botany*, 49:389-409.
- NELSON, G. & PLATNICK, N. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- NIHEI, S.S. 2006. Misconceptions about parsimony analysis of endemicity. *Journal of Biogeography*, 33:2099-2106.
- NIXON, K.C. & WHEELER, Q.D. 1992. Measures of phylogenetic diversity. In: Novacek, M.J. & Wheeler, Q.D. (Eds.), *Extinction and phylogeny*. Columbia University Press, New York, p.216-234.
- NORDAL, I. & STEDJE, B. 2005. Paraphyletic taxa should be accepted. *Taxon*, 54:5-6.
- PAPAVERO, N.; LLORENTE-BOUSQUETS, J.; ORGANISTA, D.E. & MASCARENHAS, R. 2000. *História da biologia comparada: desde o Gênesis até o fim do Império Romano do Ocidente*. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- PICKETT, K.M. 2005. The new and improved PhyloCode, now with types, ranks, and even polyphyly: a conference report from the First International Phylogenetic Nomenclature Meeting. *Cladistics*, 21:79-82.
- PLATNICK, N. & NELSON, G. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology*, 27:1-16.
- POSADAS, P.; CRISCI, J.V. & KATINAS, L. 2006. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, 66:389-403.
- RAGE, J.C. & JAEGER, J.J. 1995. The sinking Indian raft: a response to Thewison and McKenna. *Systematic Biology*, 44:260-264.
- RIDDLE, B.R. 2005. Is biogeography emerging from its identity crisis? *Journal of Biogeography*, 32:185-186.
- ROSEN, B.R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. In: Myers, A.A. & Giller, P.S. (Eds.), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, London, p.437-481.
- ROSEN, B.R. & SMITH, A.B. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. In: Audley-Charles, M.G. & Hallam, A. (Eds.), *Gondwana and Tethys*. Série Geological Society Special Publication, n.37. Oxford University Press, Oxford, p.275-306.
- ROSEN, D.E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27:159-188.
- SANTOS, C.M.D. 2005. Parsimony analysis of endemicity: time for an epitaph? *Journal of Biogeography*, 32:1284-1286.
- SANTOS, C.M.D. IN PRESS [2007]. On basal clades and ancestral nodes. *Journal of Biogeography*.
- SZUMIK, C.A.; CUEZZO, F.; GOLOBOFF, P.A. & CHALUP, A.E. 2002. An optimally criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51:806-816.
- SZUMIK, C.A. & GOLOBOFF, P.A. 2004. Areas of endemism: an improved optimally criterion. *Systematic Biology*, 53:968-977.
- VRANA, P. & WHEELER, W. 1992. Individual organisms as terminal entities: laying the species problem to rest. *Cladistics*, 8:67-72.
- WALLACE, A.R. 1858. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 3:53-62.
- WALLACE, A.R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Macmillan, London.
- WHEELER, Q.D. 1995. Systematics, the scientific basis for inventories of biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 4:476-489.
- WHEELER, Q.D. & MEIER, R. (Eds.). 2000. *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York.
- WHEELER, Q.D. & PLATNICK, N. 2000. The phylogenetic species concept (*sensu* Wheeler and Platnick). In: Wheeler, Q.D. & Meier, R. (Eds.), *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York, p.55-69.
- WILLIAMS, D.M. & EBACH, M.C. 2004. The reform of palaeontology and the rise of biogeography : 25 years after 'ontogeny, phylogeny, paleontology and the biogenetic law' (Nelson, 1978). *Journal of Biogeography*, 31:685-712.
- WILLMANN, R. & MEIER, R. 2000. A critique from the Hennigian species concept perspective. In: Wheeler, Q.D. & Meier, R. (Eds.), *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York, p.101-118.

Recebido em: 09.11.2006

Aceito em: 05.04.2007

Impresso em: 00.00.0000

MISSING DATA IN PHYLOGENETIC ANALYSIS: COMMENTS ON SUPPORT MEASURES

Charles Morphy Dos Santos & Rafaela L. Falaschi

Universidade de S3o Paulo, Faculdade de Filosofia, Ci4ncias e Letras de Ribeir3o Preto, Departamento de Biologia, Avenida Bandeirantes 3900, CEP 14040-901, Ribeir3o Preto, S3o Paulo, Brazil, rlfalaschi@pg.ffclrp.usp.br (author for correspondence).

In phylogenetic analyses missing data are characters that cannot be coded for a given taxon because the information for some reason is not available. Fossils are an example of a source that usually results in missing entries. The problems emerging from missing data are innumerable: resulted cladograms are often poorly resolved - especially consensus trees -, taxa with missing information usually "float" into different positions during cladogram search, there is an impact on support measures, as bootstrap and jackknife, and there are significant effects in the accuracy of topologies, even though some advocates that missing entries do not decrease phylogenetic accuracy. Kearney & Clark (2003) discuss possible "solutions" for those problems, but none has been widely accepted. As pointed by Wiens (2006), there is a need for more exhaustive studies.

According to Wiens (2006), missing entries are less damaging in matrices with a great number of characters, as usual in molecular phylogenies. He corroborated the hypothesis that missing entries in matrices with few characters decrease phylogenetic resolution, as in most morphological studies, including those with fossil data. The questions we intend to explore: is it possible to scientifically choose between accepting or denying missing entries? Do we have tools that allow us to decide whether taxa with missing entries are informative or uninformative? The answer is no. There is no way to decide if a taxon should be removed or not in a phylogenetic inquiry. Hence, how to decide whether missing entries can be used with minor negative consequences?

Kearney & Clark (2003) try to define some points to be considered prior to the choice for or against missing entries. One of the issues concerns the consequences of missing entries to phylogenetic support measures as bootstrap and jackknife.

Let us briefly exam the role of missing entries in support measures. Makovicky (2000) adopted a similar perspective but does not deny the validity of such values. Bootstrap and jackknife are quite sensible to changes in data matrices. If these changes decrease phylogenetic resolution, the values of support measures will also decrease. Accordingly, we are able to say that the decrease of support values means worst phylogenetic resolution. The results of a simple simulation made in PAUP* (Swofford, 2000) show that the inclusion of a hypothetical taxon with information completely lacking decreases significantly the values of bootstrap and jackknife in majority-rule consensus trees (Fig. 1).

If missing entries are inserted in data matrices, and if such entries cause the collapse of clades and the decrease of resolution, we should expect that bootstrap, jackknife and so on will decrease the same way.

As a logical consequence of such reasoning, missing entries lead to low values of support and should be discarded a priori since such measures are used to describe if a tree is worthwhile or not. At this point, the discussion gains a new perspective: do support measures really represent the reliability of a certain phylogenetic reconstruction?

According to Popper (1959), tautologies have no predictive power. In sum, it is not possible to falsify any hypothesis using the same sort of evidences that were used to construct the hypothesis. Bootstrap and jackknife, as indirect support measures, are tautological procedures. They do not represent anything as clade reliability or phylogenetic accuracy, no matter their values. In the words of Siddall (2002, p. 83), such measures are not confidence values since "[...] the reference universe has been obtained from the start and resampling can only tell you how a poor a tree might have been if it was based on a random sample of

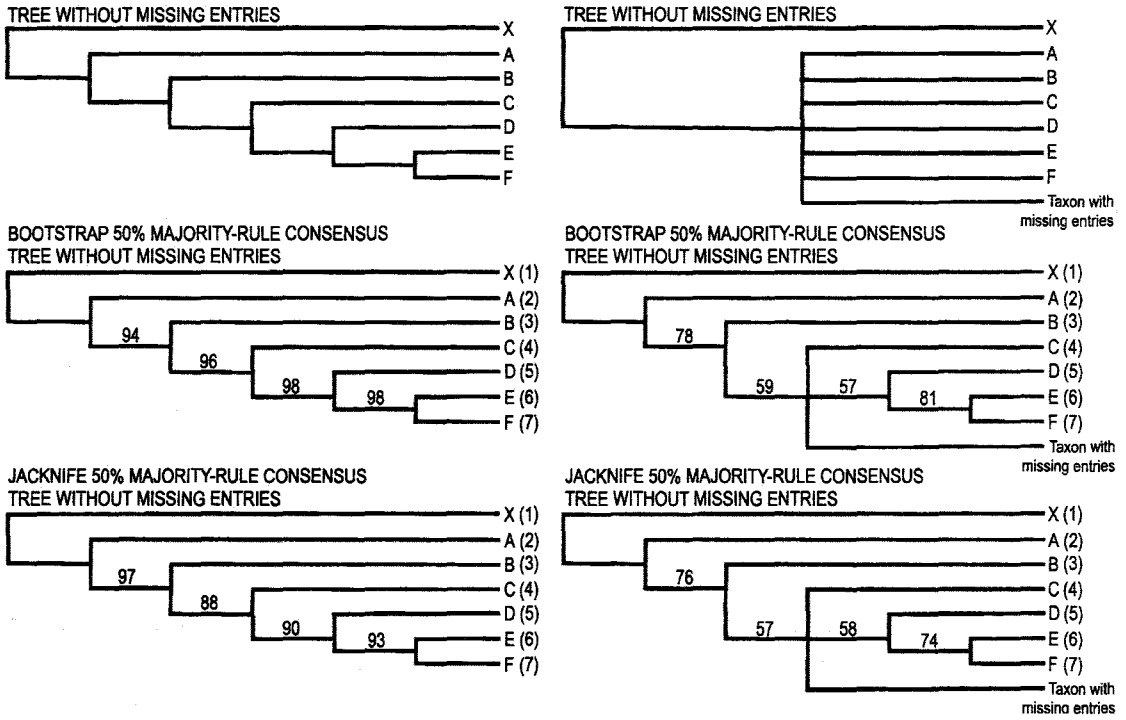


Fig. 1. Simulation made in PAUP* based on a hypothetical matrix without missing entries (left column) and with a taxon whose all entries are missing (right column)

those data". Therefore, bootstrap and jackknife values should not be used to choose between the maintenance of a certain kind of data or its exclusion. This is the case of missing entries. Bootstrap and jackknife could decrease with missing entries but, as they do not test the falsifiability of a phylogenetic hypothesis as support measure should do, such values are not important - they cannot predict the behavior of any particular group in a phylogenetic analysis after the addition or exclusion of data or taxa.

There is a need for scientific tools to deal with a pervasive problem as missing entries. However, such tools should be based on scientific procedures and not on methodological delusions as support measures or clades reliability. Simulations and "real world" problems should be analyzed under such strict scientific perspective, in order to provide phylogenetic hypothesis that are deeply tied to the evolutionary process and which are not

simple representations of untreated and sterile databases.

BIBLIOGRAPHY

- Kearney, M. & J. M. Clark. 2003. Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 263-274.
- Makovicky, P. J. 2000. Effects of missing data on support measures and weighted analyses. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(3): 56A.
- Popper, K. 1959. *The logic of scientific discovery*. Hutchinson, London.
- Siddall, M. E. 2002. Measures of support, en R. DeSalle, G. Giribet & W. Wheeler (eds.), *Techniques in Molecular Systematics and Evolution*, pp. 80-101. Switzerland, Birkhäuser, Verlag.
- Swofford, D. L. 2000. PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4, Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Wiens, J. J. 2006. Missing data and the design of phylogenetic analyses. *Journal of Biomedical Informatics* 39: 34-42.