

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

**“Análise cladística de Diaphorinae  
(Diptera: Dolichopodidae)”**

**Renato Soares Capellari**

**RIBEIRÃO PRETO - SP**

**2013**

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

**"Análise cladística de Diaphorinae  
(Diptera: Dolichopodidae)"**

**Renato Soares Capellari**

Orientador: Dalton de 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**

**2013**

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

Todas as combinações e sinonímias novas propostas nesta tese não têm validade perante o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica até que sejam formalmente publicadas.

Capellari, Renato Soares

Análise cladística de Diaphorinae (Diptera:  
Dolichopodidae). Ribeirão Preto, 2013.

122 pp., 11 il., 1 pr.

Tese de doutorado apresentada à Faculdade de Ciências e  
Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração:  
Entomologia.

Orientador: Amorim, Dalton de Souza.

## Sumário

<b>RESUMO</b> .....	<b>2</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>3</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>4</b>
1.1. SUPERFAMÍLIA EMPIDOIDEA .....	4
1.2. FAMÍLIA DOLICHOPODIDAE: DIVERSIDADE E ORIGEM .....	6
1.3. AS SUBFAMÍLIAS DE DOLICHOPODIDAE .....	8
1.4. SUBFAMÍLIA DIAPHORINAE .....	11
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>16</b>
<b>3. MATERIAL</b> .....	<b>16</b>
<b>4. MÉTODOS</b> .....	<b>18</b>
4.1. TERMINOLOGIA E PREPARAÇÃO DOS ESPÉCIMES .....	18
4.2. ANÁLISE CLADÍSTICA.....	21
<b>5. RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	<b>25</b>
5.1. ANÁLISE CLADÍSTICA .....	25
5.1.1. MONOFILETISMO, COMPOSIÇÃO E GÊNEROS EXCLUÍDOS DE DIAPHORINAE .....	25
5.1.2. MONOFILETISMO E COMPOSIÇÃO DOS GRUPOS GENÉRICOS E SUPRA-GENÉRICOS DE DIAPHORINAE .....	33
5.1.3. LISTA DE CARACTERES .....	46
5.2. ASPECTOS TAXONÔMICOS .....	57
5.2.1. CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO PARA OS GÊNEROS DE DIAPHORINAE DO MUNDO .....	57
5.2.2. GÊNEROS INCLUÍDOS EM DIAPHORINAE .....	62
5.2.3. GÊNEROS EXCLUÍDOS DE DIAPHORINAE .....	82
<b>6. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>87</b>
<b>7. AGRADECIMENTOS</b> .....	<b>89</b>
<b>8. LITERATURA CITADA</b> .....	<b>90</b>
<b>9. ANEXOS</b> .....	<b>107</b>

## Resumo

Uma análise cladística de Diaphorinae Schiner (Diptera: Dolichopodidae) é apresentada, baseada na morfologia de adultos, incluindo todos os gêneros da subfamília e diversos gêneros de outras subfamílias. Foi analisada uma matriz com 67 táxons terminais no grupo-interno e 16 no grupo-externo, e 77 caracteres (70 binários e sete de estado múltiplo) sob o critério de parcimônia, com pesagem implícita dos caracteres ( $100 \geq k \geq 0,1$ ). Com base nos resultados da análise cladística, os limites da subfamília foram reavaliados, passando a incluir os seguintes gêneros, reunidos em tribos: *Aphasmaphleps* Grichanov, *Asyndetus* Loew, *Cryptophleps* Lichtwardt e *Shamshevia* Grichanov, em Asyndetini Enderlein; *Achradocera* Becker, *Chrysotus* Meigen (incluindo *Dubius* Wei, **sin. nov.**), *Falbouria* Dyte e *Lyroneurus* Loew, em Chrysotini Aldrich **stat. rev.**; *Diaphorus* Meigen (incluindo *Melanostolus* Kowarz, **sin. nov.**), *Ostenia* Hutton e *Trigonocera* Becker, em Diaphorini Schiner. São excluídos os seguintes gêneros previamente atribuídos a Diaphorinae: *Keirosoma* Van Duzee, *Phasmaphleps* Bickel e *Terpsimyia* Dyte (mantidos *incertae sedis* em Dolichopodidae), *Nurteria* Dyte & Smith (transferido para Sympycninae), e *Argyra* Macquart, *Dactylonotus* Parent, *Somillus* Brèthes (incluindo *Pseudargyra* Van Duzee) e *Symbolia* Becker (compondo Argyrini Negrobov, juntamente com *Anepsiomyia* Bezzi, mantido *incertae sedis* em Dolichopodidae). As seguintes mudanças nomenclaturais são propostas: *Chrysotus africanus* (Parent), **comb. nov.** [*Achradocera*]; *Chrysotus amoenus* (Aldrich), **comb. nov.** [*Diaphorus*]; *Chrysotus autumnalus* (Wei), **comb. nov.** [*Dubius*]; *Chrysotus curtus* (Wei), **comb. nov.** [*Dubius*]; *Chrysotus flavipes* (Aldrich), **comb. nov.** [*Diaphorus*]; *Chrysotus frontus* (Wei), **comb. nov.** [*Dubius*]; *Chrysotus hongyaensis* (Wei), **comb. nov.** [*Dubius*]; *Chrysotus intermedius* (Robinson), **comb. nov.** [*Diaphorus*]; *Chrysotus succurtus* (Wei), **comb. nov.** [*Dubius*]; *Chrysotus wulfi* (Parent), **comb. nov.** [*Achradocera*]; *Diaphorus setifer* (Parent), **comb. nov.** [*Chrysotus*]; *Diaphorus melancholicus* Loew, **stat. rest.** [*Melanostolus*]; *Diaphorus kolomiezi* (Negrobov), **comb. nov.** [*Melanostolus*]; *Diaphorus longipilosus* (Negrobov), **comb. nov.** [*Melanostolus*]; *Diaphorus negrobovi* (Olejníček & Barták), **comb. nov.** [*Melanostolus*]; *Diaphorus nigricilius* (Loew), **comb. nov.** [*Melanostolus*, (=Chrysotus)]; *Diaphorus tatianae* (Negrobov) **comb. nov.** [*Melanostolus*]; *Ostenia diversa* (Parent), **comb. nov.** [*Chrysotus*]. Diagnoses comparativas, ilustrações de hipopígio e ovipositor e uma chave de identificação em escala mundial para os gêneros de Diaphorinae são apresentadas.

**Palavras-chave:** Sistemática, grupos recentes, filogenia, pesagem implícita

### Abstract

A cladistic analysis of the Diaphorinae Schiner (Diptera: Dolichopodidae) is presented based on adult morphology, including all genera of the subfamily. A data matrix with 67 ingroup and 16 outgroup terminals, and 77 characters (70 binary and 7 three-state) was analysed under parsimony criterium, using implied weighting ( $100 \geq k \geq 0,1$ ). Based on the results of the cladistics analysis, the boundaries of the subfamily were reassessed, including the following genera, gathered into tribes: *Aphasmaphleps* Grichanov, *Asyndetus* Loew, *Cryptophleps* Lichtwardt and *Shamshevia* Grichanov belonging to the Asyndetini Enderlein; *Achradocera* Becker, *Chrysotus* Meigen (including *Dubius* Wei, **new syn.**), *Falbouria* Dyte and *Lyroneurus* Loew belonging to the Chrysotini Aldrich **rev. stat.**; *Diaphorus* Meigen (including *Melanostolus* Kowarz, **new syn.**), *Ostenia* Hutton and *Trigonocera* Becker belonging to the Diaphorini Schiner. The following genera were excluded from the Diaphorinae: *Keirosoma* Van Duzee, *Phasmaphleps* Bickel and *Terpsimyia* Dyte (left *incertae sedis* within Dolichopodidae), *Nurteria* Dyte & Smith (transferred to the Sympycninae), and *Argyra* Macquart, *Dactylonotus* Parent, *Somillus* Brèthes (including *Pseudargyra* Van Duzee) and *Symbolia* Becker (composing the Argyrini Negrobov along with *Anepsiomyia* Bezzi, and left *incertae sedis* within Dolichopodidae). The following nomenclatural changes are proposed: *Chrysotus africanus* (Parent), **new comb.** [*Achradocera*]; *Chrysotus amoenus* (Aldrich), **new comb.** [*Diaphorus*]; *Chrysotus autumnalus* (Wei), **new comb.** [*Dubius*]; *Chrysotus curtus* (Wei), **new comb.** [*Dubius*]; *Chrysotus flavipes* (Aldrich), **new comb.** [*Diaphorus*]; *Chrysotus frontus* (Wei), **new comb.** [*Dubius*]; *Chrysotus hongyaensis* (Wei), **new comb.** [*Dubius*]; *Chrysotus intermedius* (Robinson), **new comb.** [*Diaphorus*]; *Chrysotus succurtus* (Wei), **new comb.** [*Dubius*]; *Chrysotus wulfi* (Parent), **new comb.** [*Achradocera*]; *Diaphorus setifer* (Parent), **new comb.** [*Chrysotus*]; *Diaphorus melancholicus* Loew, **rest. stat.** [*Melanostolus*]; *Diaphorus kolomiezi* (Negrobov), **new comb.** [*Melanostolus*]; *Diaphorus longipilosus* (Negrobov), **new comb.** [*Melanostolus*]; *Diaphorus negrobovi* (Olejníček & Barták), **new comb.** [*Melanostolus*]; *Diaphorus nigricilius* (Loew), **new comb.** [*Melanostolus*, (=Chrysotus)]; *Diaphorus tatianae* (Negrobov) **new comb.** [*Melanostolus*]; *Ostenia diversa* (Parent), **new comb.** [*Chrysotus*]. Comparative diagnoses, illustrations of hypopygium and ovscapt, and a key to the World genera of Diaphorinae are provided.

**Key-words:** Systematics, recent groups, phylogeny, implied weighting

## 1. Introdução

### 1.1. Superfamília Empidoidea

Um dos grupos mais diversos de Diptera, a superfamília Empidoidea possui mais de 11.800 espécies descritas (Yang *et al.* 2006, 2007), presente em todo o globo exceto a Antártica. Fósseis empidóideos cujos representantes podem ser atribuídos a subfamílias recentes são conhecidos desde o Cretáceo Inferior (Grimaldi & Cumming 1999) e o tempo de divergência estimado para a base da superfamília é de 144–163 milhões de anos (Wiegmann *et al.* 2003). Os Empidoidea compõem com Cyclorrhapha o clado Eremoneura, cujo monofiletismo é muito bem corroborado na literatura, tanto por dados morfológicos (Griffiths 1972, Chvála 1983, Sinclair 1992, Cumming *et al.* 1995, Sinclair & Cumming 2006), como por moleculares (Collins & Wiegmann 2002, Moulton & Wiegmann 2004, 2007, Wiegmann *et al.* 2003). Uma vez que compartilham semelhanças com dípteros ortorrafos e os Cyclorrhapha, ocupam papel de destaque na compreensão da filogenia dos Diptera e também no entendimento de caracteres cuja homologia entre esses grupos ainda é alvo de contenda.

Na visão tradicional de Empidoidea, estão incluídas apenas duas famílias, "Empididae" e Dolichopodidae. A primeira é hoje considerada obviamente parafilética com respeito a Dolichopodidae, tendo sido praticamente abandonada, a despeito de algumas raras tentativas de reabilitá-la (Yang *et al.* 2006, 2007). Chvála (1983) rearranjou os Empidoidea em cinco famílias: Empididae, Hybotidae e Microphoridae (resultado do desmembramento de "Empididae"), Atelestidae (incluindo alguns gêneros outrora alocados em Platypezidae e Hybotinae) e Dolichopodidae.

Apesar da influência dos resultados de Chvála (1983), alguns autores reviram suas conclusões criticamente. Woodley (1989), embora tenha reconhecido o provável parafiletismo de "Empididae", enfatizou a ausência de sinapomorfias consistentes para os grupos ao nível de família reconhecidos por Chvála (1983), indicando que as mudanças nomenclaturais seriam prematuras. Wiegmann *et al.* (1993) investigaram a origem de Cyclorrhapha e seu provável grupo-irmão com o uso de dados moleculares. As topologias recuperaram Atelestidae como grupo-irmão de Cyclorrhapha, implicando, assim, que Empidoidea nessa perspectiva seria parafilético. Sinclair & Cumming (2006), entretanto, apontaram várias

deficiências no trabalho de Wiegmann *et al.* (1993). Essas deficiências teriam resultado em interpretações errôneas sobre a história do grupo, entre as quais se podem destacar: subestimação de graus de homoplasia (como no caso da ocorrência de pseudotraquéias e pubescência ocular), os grupos externos escolhidos como representantes da linhagem Asiloidea possuíam caracteres altamente derivados e atípicos (enviesando a polaridade dos estados de caracteres) e até mesmo erro na verificação dos estados de caráter na matriz utilizada.

O debate a respeito das relações filogenéticas entre as linhagens de Empidoidea tem sido muito influenciado pelas vertentes contraditórias de interpretação das peças hipopigiais. Essas diferentes interpretações foram revisadas comparativamente por Zatwarnicki (1996), que as reuniu em dois grupos, cujos principais conflitos são quanto à origem dos apêndices preênsais: teorias em que esses apêndices são considerados de origem surstilar; e teorias em que esses apêndices teriam origem gonostilar. Interpretações conflitantes de homologia para outros apêndices copulatórios dependem da decisão entre presença de surstilos ou gonóstilos como os principais órgãos preênsais.

Um dos pontos cruciais dentro do debate é a questão da continuidade funcional desses apêndices (como ganchos). As teorias gonostilares advogam a continuidade funcional de um mesmo órgão preênsil presentes na base de Diptera até Eremoneura, o gonóstilo. Por outro lado, as teorias surstilares defendem a substituição dos gonóstilos por apêndices derivados das laterais das paredes do epândrio, os surstilos. Zatwarnicki (1996) enumera quatro teorias alternativas de interpretação gonostilar e cinco de interpretação surstilar. Ao final, ele propõe uma interpretação alternativa, em anuência com as primeiras (i.e., permanência de gonóstilos em Eremoneura). Apesar das opiniões divergentes (que não são poucas), nas últimas décadas o debate foi polarizado por apenas duas teorias: a "epandrial revista" (Cumming *et al.* 1995, Sinclair & Cumming 2006) (surstilar) e a "periandrial" (Griffiths 1972, 1981, 1996).

A reivindicação por Griffiths (1972; também Zatwarnicki 1996) de que a continuidade funcional dos órgãos preênsais em Eremoneura justificaria a proposição de homologia com os gonóstilos dos grupos próximos à base de Diptera foi rebatida nos anos que se seguiram. Sinclair (2000) enfatizou que as interpretações de Griffiths (1972) eram fundamentadas em suposições a priori sobre evolução dos apêndices preênsais em Diptera, ao passo que "evidências morfológicas baseadas em



extensivas comparações com grupos-externos” oferecem dados que não justificam aquelas interpretações de continuidade funcional. Muito embora a falta de consenso entre as teorias gere uma indesejável proliferação de nomes para as mesmas estruturas em diferentes grupos, quase todas as reconstruções filogenéticas recuperaram *Eremoneura*, *Cyclorrhapha* e *Empidoidea* como monofiléticos (Yeates & Wiegmann 1999, Yeates *et al.* 2007). O ponto mais crítico continua sendo a ausência de um “glossário filogenético” em que estruturas homólogas sejam consistentemente referidas com os mesmos nomes entre diversos grupos.

### **1.2. Família Dolichopodidae: diversidade e origem**

A diversidade conhecida da família Dolichopodidae é a quarta maior de Diptera (atrás apenas de Limoniidae, Tachinidae e Asilidae), contando com mais de 7.600 espécies viventes descritas em 255 gêneros (Grichanov 2003-2012). Na região Neotropical, há em torno de 1.200 espécies descritas, distribuídas em cerca de 75 gêneros (Grichanov 2003-2012, Yang *et al.* 2006), correspondendo a pouco menos de 20% da fauna total conhecida. Esse é um número ainda bastante aquém do esperado para a diversidade real de Dolichopodidae na região Neotropical.

A família é amplamente distribuída pelo globo, habitando todas as regiões zoogeográficas. De modo geral, as espécies preferem ambientes úmidos, como florestas, charcos e margens de cursos d’água (Robinson 1970b, Brooks 2005a). São moscas de tamanho pequeno a médio (0,8–9,0 mm), tórax de coloração freqüentemente metálica, habitus esguio, pernas longas e venação alar relativamente reduzida. Machos dessa família freqüentemente apresentam caracteres sexuais secundários, relacionados à corte (Robinson & Vockeroth 1981), como esculturas nas pernas, alargamento dos palpos, manchas nas asas e ornamentações nas antenas.

O grupo que tradicionalmente compunha os Dolichopodidae de fato é parte de um clado mais abrangente que engloba os gêneros previamente atribuídos à subfamília Microphorinae (antes incluída em “Empididae”), composta por duas tribos: Microphorini e Parathalassini. A subfamília foi elevada ao nível familiar por Chvála (1981, 1983, 1986, 1987, 1988), mas já se suspeitava que ela mesma fosse parafilética em relação a Dolichopodidae (Colless 1963, Hennig 1971). A análise cladística mais recente de Sinclair & Cumming (2006) corroborou essa conjectura, levando aqueles autores a transferir formalmente os gêneros de microforíneos para Dolichopodidae, referindo-se ao grupo em sua totalidade como

"Dolichopodidae *s.lat.*". Além disso, Sinclair & Cumming (2006) também recuperaram um clado bem suportado composto apenas por Parathalassiini e Dolichopodidae. As sinapomorfias desse grupo são: (1) aresta clipeal perpendicular e larga; (2) lacínia ausente; (3) redução do número de pseudotraquéias a seis; (4) esclerotização aos pares das pseudotraquéias ("geminate sclerotization": Cregan 1941, Satô 1991); (5) presterno do pró-tórax alargado ventralmente; (6) aresta intersegmental entre meso- e metapleura com duas bolsas; (7) braço metapleural superior em forma de barra; e (8) furca metasternal com ápice direcionado posteroventralmente. O estreito relacionamento entre paratalassiíneos e Dolichopodidae já havia sido postulado anteriormente por Chválá (1988) e por Ulrich (1991).

O monofiletismo de Dolichopodidae exceto paratalassiíneos também é amplamente aceito na literatura e várias sinapomorfias foram atribuídas ao grupo. Woodley (1989) apontou sinapomorfias ligadas à asa e ao aparelho bucal: (1) primeiro ramo da veia radial originando-se próximo à base da asa, logo abaixo da veia humeral, e a posição da veia transversal r-m junto à base alar; e (2) presença de uma estrutura bucal pareada em forma de dente, chamada armadura epifaringeal. Esse grupo também foi recuperado por Sinclair & Cumming (2006) (referido como "Dolichopodidae *s.str.*"), que partilhariam as seguintes sinapomorfias: (1) lâminas epifaringeais muito robustas e pontiagudas; (2) carina epifaringeal alongada dentro da cabeça; (3) veia costal terminando próximo a  $M_1$  ou  $R_{1+2}$ ; (4) fileira dupla de cerdas espinhosas na veia costal; (5) papilas retais esclerotizadas; (6) cinco pares de espiráculos abdominais nas fêmeas; (7) hipopígio assimétrico; (8) hipândrio prolongado apicalmente; (9) epândrio e hipândrio fusionados; e (10) forame hipopigial presente. A análise molecular de Lim *et al.* (2009) também corroborou o monofiletismo da família.

O clado Dolichopodidae + "Microphoridae" ("Dolichopodidae *s.lat.*" em Sinclair & Cumming 2006) é bem representado no registro fóssilífero, sendo especialmente abundante em inclusões de âmbar. Os gêneros extintos *Microphorites* Hennig e *Avenaphora* Grimaldi & Cumming são conhecidos de âmbar do Cretáceo Inferior e haviam sido originalmente referidos como microforíneos (não-paratalassiíneos) (Grimaldi & Cumming 1999). A análise cladística de Cumming & Brooks (2002), entretanto, posicionou *Avenaphora* como grupo-irmão de Parathalassiini + Dolichopodidae, implicando, por conseguinte, em uma idade mínima desse clado como do Cretáceo Inferior (100-140 milhões de anos).

Três outros gêneros descritos de amostras em âmbar siberiano do Cretáceo Superior foram referidos como paratalassiíneos: *Archichrysotus* Negrobov, *Cretomicrophorus* Negrobov e *Retinitus* Negrobov (Negrobov 1978, Grimaldi & Cumming 1999). Descrito como do Cretáceo Inferior, *Sympycnites primaevus* Grimaldi & Cumming seria o dolichopodídeo mais antigo, mas a datação da resina na qual o espécime está inserido é considerada questionável (Ulrich 2002, 2003, 2004), sendo muito provavelmente uma peça de âmbar báltico do Eoceno (40 milhões de anos) (J. Cumming, comunicação pessoal). Baseado nas ilustrações originais de Negrobov (1978), Ulrich (2004) atribuiu a Dolichopodidae os gêneros *Cretomicrophorus* e *Retinitus*, resultando em uma interpretação de origem desse clado para o Cretáceo Superior.

Bickel (1994) sugeriu uma idade mínima ainda mais antiga para a família: baseado em padrões vicariantes de *Heteropsilopus* Bigot, estipulou que os Sciapodinae já habitariam a Gondwana antes da quebra do subcontinente indiano, no Cretáceo Inferior (125 milhões de anos). Aparte inferências indiretas e grupos de posicionamento incerto, *Prosystemus zherikhini* Negrobov permanece o Dolichopodidae *s.str.* mais antigo já descrito, do âmbar russo do Paleoceno (65-55 milhões de anos) (Pollet & Brooks 2008).

### 1.3. As subfamílias de Dolichopodidae

A organização de Dolichopodidae em subfamílias tem variado grandemente entre autores durante os últimos cem anos, tanto na sistemática do grupo regionalmente como em nível mundial, e ainda hoje é alvo de controvérsia. Isso se deve em grande parte à delimitação baseada quase que exclusivamente em agrupamentos genéricos das regiões Neártica e Paleártica, gerando uma discrepância considerável em relação às formas tropicais e temperadas do hemisfério sul (Bickel 2009). A grande diversidade de dolichopodídeos no hemisfério sul oferece dificuldades a seu enquadramento satisfatório dentro dos gêneros e subfamílias tradicionalmente aceitos (D. Bickel, *in littera*, estima que 5-10% dos gêneros da família devem ser tratados como *incertae sedis*).

A construção de um sistema para a família começou a consolidar-se com o tratamento de Becker (1917-18, 1922) para a fauna mundial. Esse autor reconheceu 11 subfamílias: Dolichopodinae, Plagioneurinae, Hydrophorinae, Aphrosylinae, Medeterinae, Rhapsiinae, Neurigoninae, Diaphorinae, Stolidosomatinae, Sympycninae e Sciapodinae. Robinson

(1970a, b) revisou essa classificação e reelaborou-a, considerando com mais detalhe as faunas neártica e neotropical. Reconheceu 14 subfamílias, formulando as diagnoses de seu sistema com caracteres de diferentes fontes de informação morfológica (peças bucais, genitália e estágios imaturos). Ele desmembrou os Rhapsiinae de Becker em três grupos (Peloropecodinae, Systeminae, Rhapsiinae), sinonimizou Aphrosylinae com Hydrophorinae e reconheceu Xanthochlorinae e Enliniinae.

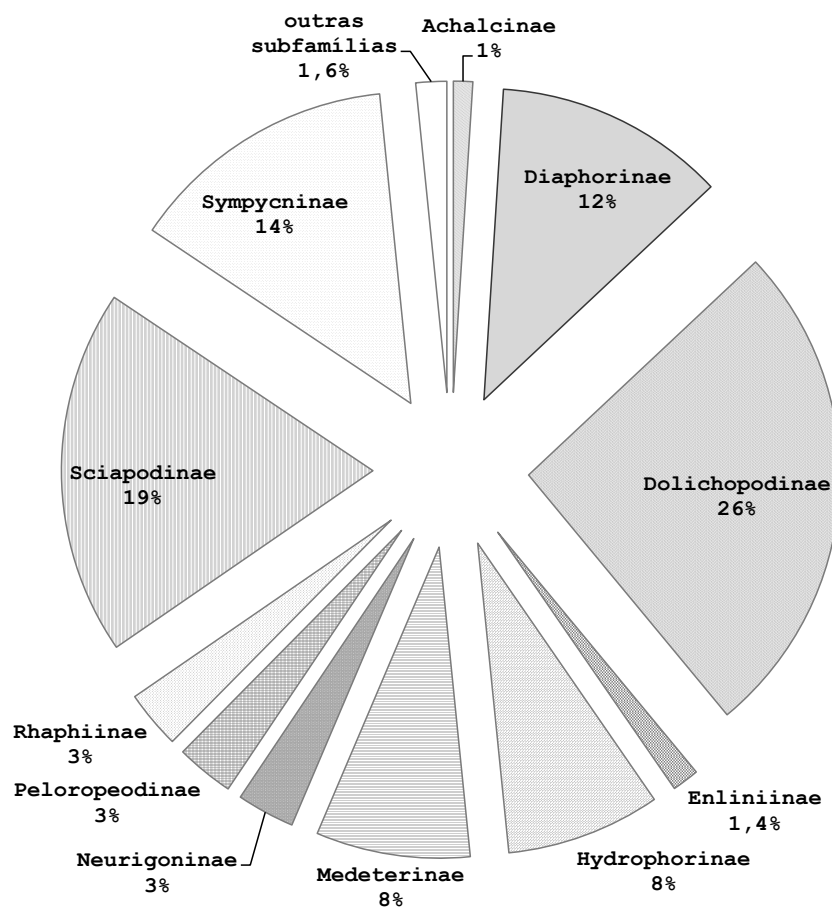
Mais recentemente, Ulrich (1981) revisou a classificação de Robinson (1970a, b) tentando adequá-la à fauna mundial. Apesar de se manterem vários dos agrupamentos anteriores, ainda havia diversos grupos com problemas em sua composição genérica. Ulrich (1981) reconheceu 10 subfamílias: Sciapodinae, Neurigoninae, Medeterinae, Systeminae (incluindo *Achalcus*, *Xanthina*, *Epithalassius* Mik e *Euxiphocerus* Parent), Enliniinae, Diaphorinae, Raphiinae, Sympycninae (incluindo Stolidosomatinae, Peloropecodinae e *Xanthochlorus* Loew), Dolichopodinae e Hydrophorinae. Ulrich (1981) também transferiu vários gêneros de outras subfamílias a Raphiinae, expandindo o conceito de Robinson (1970a, b), que a restringia apenas a *Raphium* Loew, incluindo também *Plagioneurus* Loew (Plagioneurinae), *Argyra* Macquart, *Keirosoma* Van Duzee, *Nematoproctus* Loew, *Pseudargyra* Van Duzee, *Somillus* Brèthes (Diaphorinae) e *Pinacocerus* Van Duzee (Sympycninae).

Negrobov (1986) construiu uma classificação similar à de Robinson (1970a, b), com 14 subfamílias, rebaixando, contudo, Stolidosomatinae a tribo dentro de Sympycninae e estabelecendo Coeloglutinae para os gêneros neotropicais *Coeloglutus* Aldrich e *Neotonnoiria* Robinson, antes alocados em Neurigoninae sensu Robinson. Negrobov (1986) também propôs divisões tribais para algumas subfamílias, embora não seja clara a fundamentação de algumas delas: Hydrophorini, Thinophilini e Aphrosylini para os Hydrophorinae; Sympycnini e Campsicnemini para os Sympycninae; Diaphorini e Argyrini para os Diaphorinae; Dolichopodini e Tachytrechini para os Dolichopodinae. Àquele tempo, Bickel (1986) transferiu *Systemus* para Medeterinae, considerando os Systeminae de Ulrich (1981) um agrupamento heterogêneo, sendo indesejável a manutenção da subfamília.

Em acréscimo às subfamílias tradicionalmente reconhecidas, algumas outras foram propostas no decorrer dos últimos anos para abarcar o aumento do conhecimento da biodiversidade de Dolichopodidae. Bickel (1987) propôs Babindellinae para o gênero *Babindella* Bickel, caracterizada pela cápsula genital simétrica. Da mesma forma, Grootaert

& Meuffels (1997a) erigiram a subfamília Achalcinae, após a descrição do gênero *Scepastopyga* Grootaert & Meuffels, abrigoando também *Achalcus* Loew e *Xanthina*. Yang *et al.* (2006) estabeleceram Antyxinae, para *Antyx* Meuffels & Grootaert, e Kowmunginae, para *Kowmungia* Bickel, ambas de distribuição restrita à Austrália e à Oceania. A diversidade relativa das subfamílias, em termos do número espécies descritas, está mostrada na Fig. 1 (dados de acordo com Pollet & Brooks 2008).

A despeito das discussões sobre os limites de muitas das subfamílias e sua aceitação como grupos monofiléticos (p.ex., Sympycninae, Stolidosomatinae, Rhapsiinae, Hydrophorinae, Peloropeodinae



**Figura 1:** Diversidade relativa das subfamílias de Dolichopodidae (segundo Pollet & Brooks 2008)

e Diaphorinae), algumas delas, como Sciapodinae, Dolichopodinae, Medeterinae e Neurigoninae, parecem bastante estáveis e são bem suportadas num contexto global.

Revisões regionais de subfamílias foram publicadas recentemente para Dolichopodinae (mundial: Brooks 2005c), Neurigoninae (Naglis 2001,

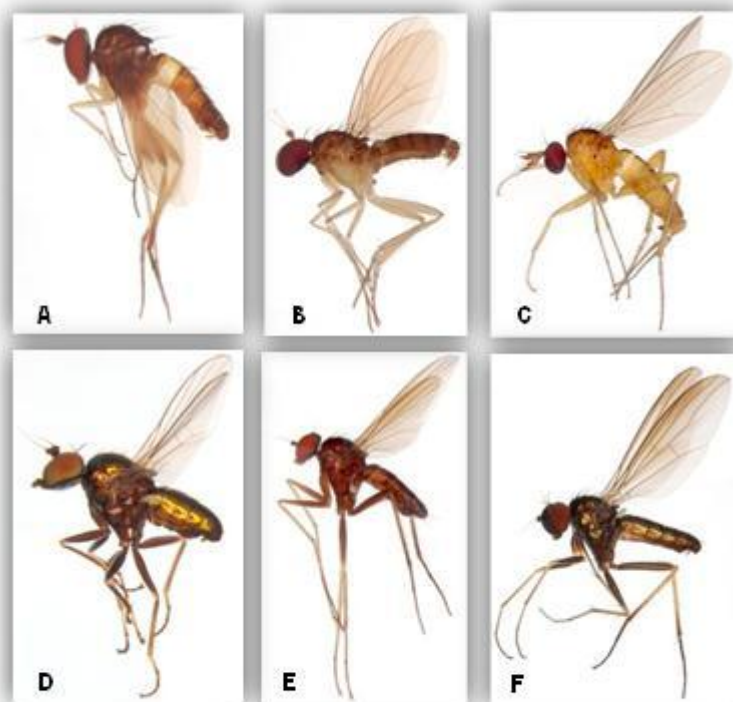
2002a, b, c, 2003) e Sciapodinae (Bickel 1994). Apesar disso, muito pouco se sabe sobre o relacionamento filogenético entre as subfamílias (Brooks 2005b, Bickel 2009), o que cria deficiências para uma compreensão ampla da história evolutiva dos Dolichopodidae. Dentro de um contexto filogenético, Ulrich (2003, 2004, 2005) propôs uma reorganização das categorias dentro de Dolichopodidae para que a família passasse a incluir "Microphoridae" (sensu Chvála 1983). Com essa inclusão, Dolichopodidae seria dividida em 3 subfamílias, Microphorinae, Parathalassinae e Dolichopodinae (=Dolichopodidae dos autores), e as tradicionais subfamílias rebaixadas a tribos. Tal reformulação dispensaria o uso dos sentidos "amplo" e "estrito" (em Sinclair & Cumming 2006) e propiciaria maior consistência nomenclatural. Apesar disso, ainda é problemática a atribuição de um sufixo a Microphorini (atualmente com apenas dois gêneros viventes, *Microphor* Macquart e *Schistostoma* Becker), tendo em vista sua deficiente delimitação (Sinclair & Cumming 2006).

#### 1.4. Subfamília Diaphorinae

Os Diaphorinae compõem uma família relativamente grande dentro de Dolichopodidae, com mais de 800 espécies descritas (Yang et al. 2006), ou seja, contando com mais de 10% da diversidade conhecida da família, apresentando uma grande diversidade de formas (Fig. 2). A delimitação da subfamília, contudo, é incerta. Seu monofiletismo é duvidoso, uma vez que não há estudos filogenéticos abrangentes para o grupo realizados com ampla amostragem de táxons (Brooks 2005a, Bickel 1999, 2009). Apesar disso, a delimitação da subfamília tal como proposta em Yang et al. (2006) tem sido bastante utilizada na literatura, o que certamente é mais devido a razões históricas que propriamente pela existência de alguma evidência de seu monofiletismo ou aceitação criteriosa dos limites do grupo.

A proposição inicial de Diaphorinae foi feita por Schiner (1864) em seu tratamento da fauna europeia. A subfamília então incluía os seguintes gêneros: *Anepsius* Loew (atualmente *Anepsiomyia* Bezzi, em Sympycninae), *Argyra* Macquart, *Chrysotus* Meigen, *Chrysotimus* Loew (atualmente referido ora em Sympycninae, ora em Peloroedinae), *Diaphorus* Meigen, *Leucostola* Loew (atualmente subgênero ou sinônimo de *Argyra*), *Nematoproctus* Loew (atualmente em Rhapsiinae) e *Thrypticus* Gerstaecker (atualmente em Medeterinae).

A delimitação de Schiner (1864) foi posteriormente reformulada com a inclusão de mais gêneros e remanejamento de outros em diferentes subfamílias. Em seu tratamento da fauna mundial, Becker (1917-18, 1922a, b, 1923) assim distribuiu os gêneros em Diaphorinae: *Achradocera* Becker, *Argyra*, *Asyndetus* Loew, *Chrysotus*, *Coeloglutus* Aldrich (atualmente em Neurigoninae) *Diaphorus*, *Leucostola*, *Lyroneurus* Loew, *Nematoproctus* Loew (atualmente em Rhapsiinae), *Symbolia* Becker e *Xanthina* Aldrich (atualmente em Achalcinae). Robinson (1970a, b) tratou a fauna do Novo Mundo e assim reconheceu Diaphorinae: *Argyra*, *Asyndetus*, *Chrysotus* (incluindo *Achradocera*, mas reestabelecendo seu status genérico em 1975), *Diaphorus* (incluindo *Lyroneurus* como subgênero), *Ionthadophrys* Van Duzee (designando-o sinônimo-júnior de *Somillus* Brèthes em 1975), *Keirosoma* Van Duzee, *Nematoproctus*, *Pseudargyra* Van Duzee e *Symbolia*. Robinson também restringiu Rhapsiinae apenas a *Rhaphium* Meigen, apontando o estreito relacionamento entre ambas as subfamílias.



**Figura 2: Diversidade de *habitus* em Diaphorinae:  
A-*Argyra*, B-*Symbolia*, C-*Somillus*, D-*Chrysotus*,  
E-*Diaphorus*, F-*Lyroneurus* (fotos em escalas diferentes)**

Ulrich (1981) remanejou vários gêneros dos Diaphorinae de Robinson (*Argyra*, *Somillus*, *Keirosoma*, *Nematoproctus* e *Pseudargyra*) para os Rhapsiinae, na tentativa de tornar Diaphorinae mais uniforme. Em Ulrich (1981), desse modo, os Diaphorinae incluíam os seguintes gêneros: *Achradocera*, *Asyndetus*, *Chrysotus*, *Cryptophleps* Lichtwardt, *Diaphorus* (incluindo *Lyroneurus*), *Falbouria* Dyte (*nomen novum* para *Balfouria*

Parent), *Melanostolus*, *Ostenia* Hutton, *Symbolia* e *Trigonocera*. Ulrich (1981), diferentemente de Robison (1970a), colocou em dúvida a proximidade entre Diaphorinae e Rhapsiinae, apontando que as cerdas desenvolvidas cobrindo o esternito 8 dos machos são provavelmente uma condição plesiomórfica.

Negrobov (1986) e Maslova & Negrobov (1996) discordaram da classificação de Ulrich (1981). Negrobov (1986) estabeleceu Argyrini (como tribo de Diaphorinae) para os gêneros *Argyra*, *Somillus*, *Pseudargyra*, *Keirosoma*, com base na seguinte combinação de caracteres: (1) estilo antenal subapical, (2) occipício côncavo e (3) presença de um grupo de cerdas na pró-pleura e sobre o tubérculo vertical. Os gêneros paleárticos restantes são reunidos em Diaphorini (Negrobov 1986): *Diaphorus*, *Chrysotus*, *Melanostolus*, *Asyndetus* e *Cryptophleps*. Mais tarde Maslova & Negrobov (1996) incluíram *Achradocera*, *Dactylonotus*, *Ostenia* e *Symbolia* em Diaphorini e *Falbouria* em Argyrini. Em concordância com a classificação tribal de Negrobov (1986), Grichanov (1998a, b, c) transferiu para Argyrini os gêneros *Urodolichus* (Grichanov 1998a), *Dactylonotus* Parent (Grichanov 1998b) e *Acropsilus* Mik (Grichanov 1998c). Posteriormente, Grichanov & Mostovski (2009) sugeriram o possível agrupamento de *Acropsilus*, *Dactylonotus*, *Somillus* e *Urodolichus* em uma nova tribo de Diaphorinae ou mesmo em uma subfamília independente.

Em Yang et al. (2006), os seguintes gêneros são atribuídos a Diaphorinae:

<i>Achradocera</i> Becker	<i>Melanostolus</i> Kowarz
<i>Argyra</i> Macquart	<i>Nurteria</i> Dyte & Smith
<i>Asyndetus</i> Loew	<i>Ostenia</i> Hutton
<i>Chrysotus</i> Meigen	<i>Phasmaphleps</i> Bickel
<i>Cryptophleps</i> Lichtwardt	<i>Pseudargyra</i> Van Duzee
<i>Dactylonotus</i> Parent	<i>Somillus</i> Brèthes
<i>Diaphorus</i> Meigen	<i>Symbolia</i> Becker
<i>Falbouria</i> Dyte	<i>Terpsimyia</i> Dyte
<i>Keirosoma</i> Van Duzee	<i>Trigonocera</i> Becker

Mais recentemente, quatro gêneros foram descritos dentro de Diaphorinae. Três deles têm venação alar modificada—*Phasmaphleps* Bickel, das ilhas do oeste do Pacífico (Bickel 2005); *Aphasmaphleps* Grichanov,



do Senegal (Grichanov 2010); e *Shamshevia* Grichanov, da Namíbia e Índia (Grichanov 2012a, b, c)—e um, *Dubius* Wei, proximamente relacionado a *Chrysotus*, foi descrito com base em espécies do sudeste da China e Américas do Sul e Central (Wei 2012).

Ainda parece distante um consenso, portanto, entre autores a respeito de quais gêneros deveriam ser mantidos em Diaphorinae (Tabela 1)—ou, dito de outro modo, qual é o conjunto de gêneros que permanece na subfamília com a delimitação de um grupo monofilético mais abrangente com essa categoria. Um ponto chave dessa contenda é a manutenção ou exclusão dos Argyrini (*sensu* Negrobov 1986 et Maslova & Negrobov 1996) e possíveis gêneros relacionados, atribuídos ora a Diaphorinae (Negrobov 1896, 1991; Maslova & Negrobov 1996; Grichanov 1998a, b, c), ora a Rhaphiinae (Ulrich 1981), ou mesmo a outra subfamília (Grichanov & Mostovski 2009). Apesar disso, a manutenção da maioria dos gêneros de Diaphorini *sensu* Maslova & Negrobov (1996) ou de Diaphorinae *sensu* Ulrich (1981) não é debatida.

**Tabela 1:** Comparação entre sistemas de classificação quanto ao posicionamento de gêneros diaforíneos.

Gêneros	Robinson 1970a,b, 1975	Ulrich 1981	Negrobov 1983*, 1986, 1991, Maslova & Negrobov 1996	Yang <i>et al.</i> 2006	Grichanov 1998a,b,c, Grichanov & Mostovski 2009, Grichanov <i>et al.</i> 2011
<i>Achradocera</i>	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Acropsilus</i>	-	<i>incertae sedis</i>	Peloropecodinae	Peloropecodinae	Diaphorinae
<i>Aphasmaphleps</i>	-	-	-	-	Diaphorinae
<i>Asyndetus</i>	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Chrysotus</i>	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Cryptophleps</i>	-	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Dactylonotus</i>	-	Sympycninae / Dolichopodinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Diaphorus</i>	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Falbouria</i>	-	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Keirosoma</i>	Diaphorinae	Rhaphiinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Lyroneurus</i>	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Melanostolus</i>	-	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Nematoproctus</i>	Diaphorinae	Rhaphiinae	Rhaphiinae	Rhaphiinae	Diaphorinae
<i>Nurteria</i>	-	Sympycninae	Sympycninae*	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Ostenia</i>	-	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	-
<i>Pinacocerus</i>	Sympycninae	Rhaphiinae	Sympycninae*	Sympycninae	-
<i>Phasmaphleps</i>	-	-	-	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Plagioneurus</i>	Plagioneurinae	Rhaphiinae	Plagioneurinae	Plagioneurinae	-
<i>Pseudargyra</i>	Diaphorinae	Rhaphiinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Somillus</i>	Diaphorinae	Rhaphiinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Shamshevia</i>	-	-	-	-	Diaphorinae
<i>Symbolia</i>	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	-
<i>Terpsimyia</i>	-	Sympycninae	Sympycninae*	Diaphorinae	-
<i>Trigonocera</i>	-	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
<i>Urodolichus</i>	-	Rhaphiinae	Dolichopodinae*	Rhaphiinae	Diaphorinae

## 2. Objetivos

O propósito deste estudo é o de realizar uma análise cladística da subfamília Diaphorinae com base em dados morfológicos dos adultos de maneira a estabelecer a relação entre seus gêneros e sua posição relativa a outras subfamílias próximas, de maneira a averiguar o monofiletismo do grupo. Adicionalmente, outros objetivos foram estabelecidos:

1 - Examinar minuciosamente a morfologia dos táxons, com especial referência aos caracteres de hipopígio e ovipositor, de maneira a estabelecer hipóteses de homologias úteis à proposição de caracteres;

2 - Verificar a delimitação de gêneros e grupos supra-genéricos do grupo-interno através da averiguação do monofiletismo dos táxons;

3 - Delimitar os Diaphorinae de modo que representem um clado suficientemente abrangente em termos de um sistema de subfamílias em Dolichopodidae; e

4 - Gerar uma chave de identificação em escala mundial para os gêneros de Diaphorinae.

## 3. Material

O material utilizado neste estudo pertence a diversas coleções brasileiras e no exterior, incluindo instituições de pesquisa, museus, universidades e coleções particulares. Parte do material foi obtido de coletas feitas pela equipe do Laboratório de Morfologia e Evolução de Diptera (FFCLRP-USP) e de outros laboratórios que muito gentilmente cederam amostras, as quais serão incorporadas à coleção do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. Desse modo, os referidos laboratórios não são listados abaixo, mas seus pesquisadores responsáveis e equipes merecem agradecimento: Dr. Adolfo Calor (UFBA, Salvador), Dr. Cláudio Froehlich (USP, Ribeirão Preto), Dra. Maria Virgínia Urso-Guimarães (UFSCar, Sorocaba), Dr. Nelson Periotto (APTA, Ribeirão Preto), Dra. Vera da Silva (FCA-UNESP, Jaboticabal). Dados a respeito dos exemplares examinados estão estruturados do seguinte modo: PAÍS, Estado (Província ou Região), Cidade (Parque, Reserva, rio ou montanha de referência), data, coletor e instituição depositária. Em se tratando de tipos (HT, holótipo; MT, metátipo, PT, parátipo), apenas referências sumárias aos exemplares foram feitas. As instituições e

peessoas que emprestaram material, com as respectivas siglas usadas ao longo do texto, estão relacionadas abaixo (curadores entre parênteses).

- AMSA** Australian Museum of Sydney; Sidnei, Austrália (Dave Britton)
- ANIC** Australian National Insect Collection; Canberra, Austrália (David Yeates)
- BPBM** The Bernice Pauahi Bishop Museum; Honolulu, EUA (Neal Evenhuis)
- CASC** Californian Academy of Sciences; São Francisco, EUA (Norman Penny)
- CDPC** Centre for Disease Prevention & Control, Guizhou, China (Lianmeng Wei)
- CNCI** Canadian National Collection of Insects, Arachnids and Nematodes; Ottawa, Canadá (Jeffrey Cumming)
- CPCT** Coleção particular de Miguel Carles-Tolra; Barcelona, Espanha
- CPMP** Coleção Particular de Marc Pollet; Bruxelas, Bélgica
- CPPC** Coleção particular de Peter Chandler; Reino Unido
- PUPB** Higher School "Agricultural College", University of Plovdiv; Plovdiv, Bulgária (Mikhail Kechev)
- INBio** Instituto Nacional de Biodiversidad; São José, Costa Rica (Manuel Zumbado)
- INPA** Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas; Manaus, Brasil (Augsto Henriques)
- MMBC** Department of Entomology, Moravian Museum; Brno, República Tcheca (Igor Malenovský)
- NMSA** Natal Museum; Pietermaritzburg, África do Sul (Burgert Muller)
- MNHN** Muséum National d'Histoire Naturelle; Paris, França (Christophe Daugeron)
- MZSP** Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo; São Paulo, Brasil (Carlos Lamas)
- PPRI** National Collection of Insects; Pretória, África do Sul (Ros Urban)
- SAMC** Iziko South African Museum; Cidade do Cabo, África do Sul (Dawn Larsen)
- SMOC** Silesian Museum; Opava, República Tcheca (Jindřich Roháček)
- SNSD** Senckenberg Naturhistorische Sammlungen Dresden; Dresden, Alemanha (Björn Rulik)
- TAUI** Tel Aviv University; Tel Aviv, Israel (Amnon Freidberg)
- USNM** National Museum of Natural History; Washington D.C., EUA (Norman Woodley)

- UZMH** Finish Museum of Natural History; Helsinque, Finlândia (Pekka Vilkamaa)
- ZMHB** Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität; Berlim, Alemanha (Joachim Ziegler)
- ZMUK** Christian-Albrechts-Universität zu Kiel; Kiel, Alemanha (Hans Meyer)

## 4. Métodos

### 4.1. Terminologia e preparação dos espécimes

A nomenclatura morfológica utilizada nas descrições de estruturas morfológicas seguiu principalmente Cumming & Wood (2009), exceto para detalhes dos escleritos torácicos, para os quais o estudo detalhado de Ulrich (1971) pareceu mais apropriado. A razão  $CuAx$  é a fração entre o comprimento da veia transversal  $dm-cu$  dividida e o comprimento da seção distal da veia  $CuA_1$ . Referências a estruturas das terminálias masculina e feminina seguiram as proposições de homologia elaboradas nos últimos anos por B. Sinclair e J. Cumming (Cumming *et al.* 1995, Sinclair 2000, Sinclair & Cumming 2006). Ao descrever os hipopígios, "dorsal" e "ventral" se referem às posições antes da rotação e flexão da genitália, de modo que a parte mais alta da ilustração é originalmente a ventral, e a mais baixa, dorsal. Nas ilustrações de hipopígio e ovipositor, o seguinte código numérico foi usado para fazer referências a estruturas: **1**, epândrio (cápsula genital); **2**, forame; **3**, lobo apicoventral do epândrio; **4**, lobo ventral do surstilo; **5**, lobo dorsal do surstilo; **6**, braço hipandrial; **7**, apódema hipandrial; **8**, pós-gonito; **9**, *phallus*; **10**, cerco; **11**, acantoforito (tergito 9+10); **12**, tergito 8; **13**, esternito 8. Caracteres sexuais secundários dos machos (mssc) são as características observadas apenas nos machos (com exceção das hipopigiais), geralmente relacionadas ao reconhecimento entre machos e fêmeas durante a corte.

O estudo morfológico do hipopígio e do ovipositor requer dissecação dos espécimes e clareamento das peças para visualização da maioria das estruturas. A dissecação de espécimes conservados em via seca frequentemente requer amolecimento da cutícula em uma câmara úmida, de modo a evitar danos em outras partes do exemplar. Para o clareamento das peças, dois produtos foram utilizados na maceração a quente: hidróxido de potássio (KOH) 10% ou ácido láctico 85%. O uso de KOH

apresenta a vantagem de tornar os escleritos mais flexíveis e, portanto, menos sujeito a fraturas durante a manipulação das peças. Essa propriedade faz do KOH uma melhor opção para clareamento de ovipositores, cujos segmentos frequentemente se mantêm encaixados telescopicamente quando em repouso e precisam ser puxados para fora com auxílio de uma pinça de ponta fina. O ácido láctico, por sua vez, apresenta vantagens que o fazem um melhor reagente para maceração de tecidos moles, como a interrupção da reação após a digestão da musculatura da peça—o KOH continua reagindo com o passar dos anos se não for cuidadosamente lavado em ácido acético a 10%, podendo comprometer a integridade da peça em longo prazo. O ácido láctico também não diafaniza escleritos pequenos ou muito delicados (uma vez que só ataca os tecidos moles). Esses escleritos podem ser comprometidos se tratados com KOH. O protocolo de clareamento com ácido láctico seguiu as recomendações oferecidas por Cumming (1992), ao passo que a metodologia com uso de KOH é uma composição de técnicas aprimoradas pela bióloga Maria Isabel P. A. Balbi (FFCLRP-USP), descritas brevemente a seguir.

#### **Clareamento**

- a. Maceração em KOH 10% pelo tempo necessário até clarear, em estufa ou placa aquecedora a 40°C. Observação: recomenda-se um “choque” com temperatura mais elevada (60-70°C) durante os primeiros 5-10 minutos para que a musculatura se desprenda com mais facilidade (notar que a peça não deve ser colocada diretamente na solução já quente: a peça deve ser imersa na solução de KOH a temperatura ambiente e ambas levadas à placa aquecedora na temperatura desejada);
- b. Banho rápido em ácido acético 10%.

#### **Desidratação**

- a. Álcool 80% (30 minutos);
- b. Bateria de álcool absoluto: I, II e III (30 minutos cada).

Caso houver resquício de musculatura ou gordura, colocar a peça no fenol por uma noite ou no óleo-de-cravo (15-30 minutos) e colocar o material em xilol I e II (15 minutos cada) (cujo manuseio requer uso de capela, tendo em vista sua toxicidade).

**Transferência para a glicerina**

- a. Bateria de glicerina + álcool absoluto na proporção de 1:1 (30 minutos) e 2:1 (30 minutos);
- b. Acondicionar em tubos microvial com glicerina.

No caso de a peça ser montada em lâmina permanente, ela deve passar por uma bateria de xilol (I e II: 15 minutos cada) após a etapa de desidratação descrita acima. Para montagem de espécimes inteiros, às vezes é preciso aumentar o tempo da bateria de xilol (até 30 minutos cada), mas com o cuidado para que a peça não se torne quebradiça devido à exposição prolongada ao produto. A peça (ou espécime) é então colocada sobre a lâmina com a quantidade necessária de bálsamo do Canadá. O bálsamo é solúvel em xilol e endurece à medida que o xilol evapora. A lamínula de cobertura deve ser colocada no momento em que a peça não mais se mova a ponto de comprometer a montagem.

Asas. As asas dos espécimes não devem ser diafanizadas, pois sofrem retração, de modo que o procedimento de montagem em lâmina permanente começa pela desidratação, tal como descrita abaixo:

- a. Álcool 80% (30 minutos);
- b. Bateria de álcool absoluto: I e II (15 minutos cada);
- c. Bateria de xilol: I e II (15 minutos cada).

Asas de espécimes preservados em via seca foram montadas em bálsamo do Canadá entre duas lamínulas de cobertura e mantidas no mesmo alfinete com o restante do exemplar. Isso pode ser feito colando-se as lamínulas entre dois pedaços de papel-cartão fino com um furo central que permita a visualização da asa.

Os desenhos de hipopígio e ovipositor foram feitos em um microscópio acoplado a câmara-clara, onde as peças eram observadas em lâminas escavadas com glicerina ou um preparado de gelatina e fenol (modificado de Zandler 2003). Alternativamente às lâminas escavadas, "lâminas com poço" foram utilizadas: quadrados de papel-vidro (com lados de igual comprimento à largura das lâminas de microscopia) eram cortados com um pequeno furo no meio (feitos com furador de papel) e colados à lâmina com adesivo plástico Araldite®. No pequeno "poço" formado na

região do furo no papel-vidro, a peça a ser ilustrada era acomodada imersa no preparado de gelatina e fenol. Após o estudo em microscópio, antes que a peça voltasse ao microvial com glicerina, ela era lavada em água morna (aproximadamente 10 minutos) para que a gelatina impregnada se desprendesse.

Os desenhos a lápis foram posteriormente escaneados e redesenhados com auxílio do programa Adobe Illustrator CS5. Fotos das asas e outras estruturas foram capturadas em diferentes camadas com uma câmera Leica DC acopladas a microscópio ou lupa e montadas com o programa Auto-Montage.

#### 4.2. Análise cladística

Os aspectos gerais deste estudo filogenético seguiram diretrizes compiladas em Amorim (1997), Kitching *et al.* (1998) e Schuh & Brower (2009). A base de dados foi extraída exclusivamente de características morfológicas de adultos e analisada sob o critério de otimização da parcimônia cladística.

Embora a delimitação de Diaphorinae por Ulrich (1981) pareça a mais consistente, o grupo-interno foi inicialmente reconhecido de uma maneira mais ampla (como também se vê em Yang *et al.* 2006), sem que a atribuição de gêneros estivesse substanciada por uma análise cladística. Desse modo, com dúvidas sobre o monofiletismo de Diaphorinae, a seleção de gêneros incluídos na amostragem taxonômica torna-se crítica para uma análise consistente (considerando, como foi visto, que as espécies atribuídas aos diaforíneos somam mais de 10% da diversidade de Dolichopodidae). O método de amostragem por exemplares (Yeates 1995, Prendini 2001) foi utilizado e 67 espécies foram selecionadas para compor o grupo-interno (Anexo 2). Sempre que possível, as espécies-tipos dos gêneros foram incluídas. Para gêneros muito diversos (*e.g.*, *Chrysotus*), espécies reconhecidas como de linhagens ou grupos de espécies diferentes foram amostradas. Uma vez que caracteres do ovipositor se mostraram uma fonte de dados relevante, foi dada preferência à inclusão de terminais cujas fêmeas também puderam ser examinadas.

As decisões sobre escolha dos grupos-externos, por sua vez, são afetadas pela ausência de reconstruções das relações filogenéticas entre



as subfamílias. Um estreito relacionamento entre Diaphorinae e Rhaphiinae foi sugerido por Robinson (1970a) e Bickel (1999), embora questionado por Ulrich (1981). Negrobov (1983) considerou Diaphorinae e Sympycninae grupos-irmãos, visão compartilhada por Grootaert & Meuffels (1997b, 1999). Negrobov (1977-79) pontuou que, no contexto da construção de um sistema para Dolichopodidae, as subfamílias Diaphorinae, Rhaphiinae e Sympycninae deveriam ser revisadas conjuntamente. A seleção dos grupos-externos seguiu essa diretriz, baseada também na hipótese de que essas subfamílias compõem em seu conjunto uma linhagem dentro da família, o que seria apoiado pelo fato de que esses grupos compartilham uma condição apomórfica do hipopígio, "encapsulada" (Bickel 1994). Ainda assim, para que haja sinal filogenético consistente não apenas na base do grupo-interno, como para as relações entre os grupos-internos mais imediatos, foi feita uma amostragem de grupos-externos um pouco mais distantes. Desse modo, 16 espécies dos seguintes gêneros foram incluídas como grupo-externo (Anexos 1 e 2): *Heteropsilopus* (Sciapodinae), *Acropsilus* (Peloropecodinae, Sympycninae ou *incertae sedis*), *Anepsiomyia* Bezzi (Sympycninae), *Paraclius* Loew (Dolichopodinae), *Lamprochromus* (Rhaphiinae ou Sympycninae), *Micromorphus* Mik (Peloropecodinae), *Pinacocerus* (Rhaphiinae ou Sympycninae), *Nematoproctus* (Rhaphiinae), *Plagioneurus* (Plagioneurinae ou Rhaphiinae), *Rhaphium* (Rhaphiinae), *Urodolichus* (Rhaphiinae), *Stolidosoma* (Sympycninae ou Stolidosomatinae), *Pseudosympycnus* (Sympycninae ou Stolidosomatinae), e *Sympycnus* (Sympycninae). *Heteropsilopus cingulipes* enraizou os cladogramas, representando uma linhagem para a qual há boa indicação de posicionamento mais próximo à base da evolução de Dolichopodidae que as demais (Negrobov 1986, Bickel 1994).

As análises de parcimônia foram feitas com o programa TNT (Goloboff et al. 2008b) através de comandos de busca heurística. Os seguintes parâmetros foram utilizados para a "busca tradicional": "random seed" 0, 1000 réplicas com 10 árvores salvas por réplica e algoritmo de permuta TBR ("tree-bisection-reconnection") selecionado. Buscas subsequentes foram feitas utilizando as topologias obtidas inicialmente (comando *bbreak* ou "trees from RAM"). Foram utilizados 77 caracteres, sendo 70 binários e sete de estado múltiplo (Anexo 2). A título de clareza para o significado da informação na matriz, os símbolos "-" (dado inaplicável) e "?" (dado não observado) foram utilizados, embora, do ponto de vista matemático, os programas de análise tratem-nos da mesma forma.

Para caracteres de estado múltiplo, padrões "neomórficos" (surgimento ou desaparecimento de uma característica) e "transformacionais" (estados diferentes de uma mesma característica) não foram unidos, evitando a construção de "quimeras" (Sereno 2007). Esse procedimento está em anuência com a visão de Fitzhugh (2006), para quem as observações sobre estados de caráter devem se referir a uma única "pergunta contrastante", isto é, aludir a predicados atribuíveis a um mesmo objeto. Desse modo, a "ausência" de algo diz respeito a um objeto distinto daquele que é caracterizado com atributos como redondo ou quadrado e vermelho ou azul: não se tratam de caracteres homólogos e devem ser codificados separadamente. Como decorrência, a codificação contingente foi assumida como a mais adequada quando necessária para descrever estados neomórficos e transformacionais (*sensu* Sereno 2007) relacionados a uma mesma estrutura, embora problemas com a polaridade dos caracteres com padrão transformacional pudessem surgir (Ament 2012). Seguindo o mesmo raciocínio exposto acima, Fitzhugh (2006) também interpretou a "ausência" de um caráter como uma descrição geralmente equivocada de um atributo a um objeto, citando também Nelson (1978: 340): "a ausência de um caráter não é um caráter". Assim, exceto quando justificado, a codificação "ausente" foi evitada, buscando descrever a observação com a pergunta contrastante adequada.

Os resultados foram discutidos principalmente com base nas análises com pesagem a *posteriori* de caracteres, uma vez que a contribuição dos dados é desigual devido à ocorrência de homoplasia. Farris (1983) discutiu a lógica da análise filogenética dentro de um arcabouço popperiano, defendendo que a parcimônia cladística significa a minimização das hipóteses *ad hoc* de homoplasia na inferência filogenética. Desse modo, a parcimônia cladística não deve ser entendida como a simples minimização do número de transformações do cladograma, mas como a melhor explicação dos dados quando atribuídos seus respectivos pesos. Nesse sentido, o uso da "parcimônia *não impede* a pesagem, ao invés disso, *exige* pesagem" (Gollobof 1993: 83). Mesmo que apenas um cladograma seja gerado numa análise de parcimônia com pesos iguais e mais de um o seja numa análise com pesagem diferencial, a primeiro deve ser preterido a estes (Goloboff 1993, 1995). Embora artigos recentes (Rieppel 2003, 2004; Rieppel *et al.* 2006; Vogt 2008) tenham demonstrado que a falseabilidade popperiana não seja aplicável num sentido estrito à sistemática filogenética, Farris (2008) manteve a validade de seus argumentos de 1983 relativos ao aumento do poder explanatório através da minimização de hipóteses *ad hoc* em cladogramas.

A pesagem diferencial de caracteres foi utilizada neste estudo através de algoritmo de pesagem implícita dos caracteres (Goloboff 1993). A implementação da pesagem implícita de Goloboff (1993, 1995) envolve uma medida de ajuste ("fit") de cada caráter e o ajuste global da topologia (somatório dos ajustes individuais). O ajuste é definido como uma função côncava da homoplasia, isto é, quanto mais homoplástico um caráter, menor será seu ajuste à topologia e menor o seu peso na construção dela. Evitando que a concavidade da função de pesagem fosse muito íngreme para fins de pesagem, Goloboff (1993) associou uma constante de concavidade  $k$  à curva. Assim, o ajuste  $f$  de um caráter seria  $f = \frac{k}{k+s}$ , em que  $s$  é o número de passos extras do caráter. Desse modo, quanto maiores os valores de  $k$ , menos drástica é a pesagem contra caracteres homoplásticos. Ainda não há consenso, entretanto, sobre qual seria o valor de  $k$  mais adequado em cada análise. Embora possam existir métodos objetivos para a escolha de valores de  $k$  (e.g., Ramírez 2003, Mirande 2009), Goloboff et al. (2008a) enfatizaram que pode não haver um único e "verdadeiro" valor  $k$ , de modo que topologias produzidas com diferentes valores devem ser analisadas comparativamente, verificando-se a existência dos mesmos clados entre elas.

A comparação entre topologias obtidas com diferentes valores de  $k$  pode envolver restrições metodológicas e filosóficas—uma vez que cladogramas gerados da mesma base de dados com diferentes critérios de otimização podem não ser diretamente comparáveis—, mas um intervalo de  $k$  entre 0,1 e 100 foi utilizado para a obtenção de cladogramas. A evidência gerada muito mais aponta clados robustos que decisões robustas sobre clados flutuantes entre as diferentes análises. Os valores de  $k$  utilizados foram 0,1, 0,5, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 15, 20, 25, 50, 75 e 100. Um consenso estrito foi gerado para cada um dos conjuntos de topologias obtidos com esses valores. Esses resultados também foram comparados ao consenso estrito das topologias obtidas com pesagem igual dos caracteres. O estudo das séries de transformação dos caracteres foi realizado com o próprio TNT e com o programa WinClada (Nixon 1999–2002).

## 5. Resultados e Discussão

### 5.1. Análise Cladística

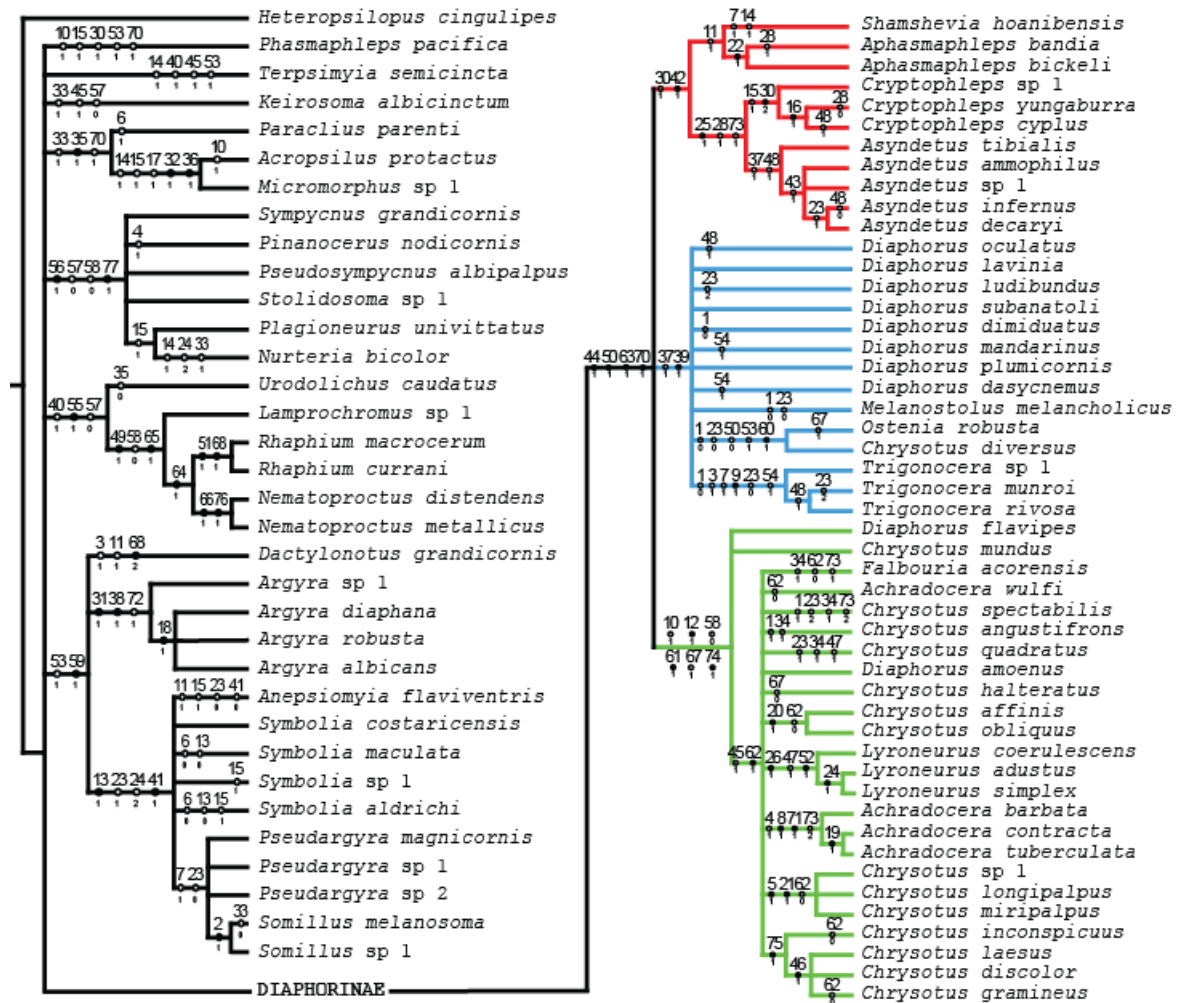
A busca com pesagem igual dos caracteres resultou em 250 topologias igualmente parcimoniosas, com 152 passos, IC 0,55 e IR 0,90 (Anexo 3.H: consenso estrito, 168 passos, IC 0,50 e IR 0,87). Nas buscas com pesagem implícita, a topologia dos consensos estritos manteve-se a mesma a partir do uso de valores de  $k \geq 10$  (Anexo 3.H: 167 passos, IC 0,50 e IR 0,87). Essa topologia foi idêntica à do consenso estrito das topologias obtidas com pesagem igual dos caracteres. Esses resultados são um indício de que, para a base de dados utilizada, a função de pesagem implícita com  $k \geq 10$  torna-se muito branda para diminuir a influência dos caracteres com alta incongruência (*i.e.*, a função côncava de pesagem se aproxima da linear; Goloboff 1993: figs. 1a, 1b). Assim, para os dados do presente estudo, um valor de  $k$  menor que 10 deveria ser escolhido a fim de que os caracteres fossem adequadamente pesados de acordo com seus respectivos níveis de homoplasia. Além desse ponto, entretanto, essa escolha se torna um busílis. Alternativamente à escolha de um valor de  $k$  e suas topologias resultantes, os consensos estritos foram averiguados com respeito aos clados constantes nas buscas com intervalo  $9 \geq k \geq 0,1$  (Anexo 3.A-G; Fig.2: consenso estrito com 186 passos, IC 0,45 e IR 0,85). Quando pertinente, comparações com topologias específicas foram feitas para ressaltar aspectos relevantes ao tratamento taxonômico de certos grupos.

#### 5.1.1. Monofiletismo, composição e gêneros excluídos de Diaphorinae

O grupo-interno tal como inicialmente delimitado, com todos os gêneros tradicionalmente atribuídos a Diaphorinae (como em Yang *et al.* 2006), não foi recuperado como monofilético em nenhuma das buscas. A subfamília também não foi recuperada como um clado nos estudos utilizando sequências de DNA por Bernasconi *et al.* (2007) e Lim *et al.* (2010).

Os resultados suportam a exclusão da subfamília dos seguintes gêneros: *Argyra*, *Dactylonotus*, *Keirosoma*, *Nurteria*, *Phasmaphleps*, *Somillus*, *Symbolia* e *Terpsimyia*. A todos esses gêneros faltam as

características apomórficas que atestam o monofiletismo de Diaphorinae em um sentido mais estrito: ovipositor com uma ranhura lateral nos acantoforitos [44(1)] (Figs. 4–11: B; Anexo 5: fig. 7; Anexo 6: fig. 15), lobo apicoventral do epândrio achatado lateralmente [50(1)], perda da extremidade distal do hipândrio [63(1)] e ramos proximais dos pós-gonitos desconectados do *phallus* [70(1)] (Figs. 4, 5, 7–11: B; Anexo 5: fig. 4; Anexo 6: fig. 12).



**Figura 3:** Consenso estrito das topologias obtidas com pesagem implícita de caracteres ( $9 \geq k \geq 0,1$ ). Tribos de Diaphorinae indicadas em cores: Asyndetini (vermelho), Diaphorini (azul) e Chrysotini (verde).

A ranhura no ovipositor e a perda da extremidade distal do hipândrio são transformações únicas (no sentido das "uniquely derived characters", de Hennig, 1966) dentro das topologias e interpretadas como indicativos muito confiáveis do monofiletismo do grupo, não tendo sido encontrados em nenhum outro dolicopóideo estudado. O lobo apicoventral do epândrio sofre modificações dentro de Diaphorinae, como redução em vários gêneros (especialmente em *Achradocera*, no qual o caráter foi

codificado como inaplicável) ou reversão à condição cilíndrica (sinapomórfica para *Ostenia*). A desconexão entre *phallus* e ramos internos dos pós-gonitos também ocorre em *Phasmaphleps* e (*Paraclius* (*Acropsilus* + *Micromorphus*)), embora a condição vista em *Phasmaphleps* seja bastante distinta das outras e provavelmente tenha origem distinta. Assim, os Diaphorinae como reconhecidos neste estudo corroboram a delimitação de Ulrich (1981) para a subfamília, com a exceção de *Symbolia*, que permanece em um clado que também inclui *Argyra*, *Pseudargyra*, *Anepsiomyia*, *Somillus* e *Dactylonotus*. Passam a ser gêneros de Diaphorinae, portanto: *Achradocera*, *Aphasmaphleps*, *Asyndetus*, *Chrysotus*, *Cryptophleps*, *Diaphorus* (incluindo *Melanostolus*), *Falbouria*, *Lyroneurus*, *Ostenia*, *Shamshevia* e *Trigonocera*.

Com a delimitação de Diaphorinae que resulta da análise filogenética, fica pendente a questão de posicionamento dos gêneros excluídos da subfamília. As respostas precisam ser consideradas individualmente. Tendo em vista a heterogeneidade morfológica dos grupos, a adequada atribuição de gêneros de posição incerta a outras subfamílias depende de uma análise mais abrangente. Sua transferência prematura pode simplesmente corresponder a transferir para outras subfamílias o problema que ora estava em Diaphorinae.

#### Gêneros *incertae sedis*

Embora a amostragem de grupos-externos tenha sido relativamente ampla, ela não foi suficiente para indicar com razoável confiança a posição de *Keirosoma*, *Phasmaphleps* e *Terpsimyia*. Esses gêneros são tratados aqui como *incertae sedis* dentro de Dolichopodidae. Em especial, os três gêneros apresentam características hipopigiais únicas dentre todos os grupos amostrados neste estudo. Elas podem mostrar-se sinapomórficas em um nível mais abrangente após a inclusão de táxons filogeneticamente mais aparentados a eles.

*Keirosoma* foi alternativamente atribuído a Rhapsiinae (Foote *et al.* 1965), Diaphorinae (Robinson 1970a, b, Pollet *et al.* 2004, Yang *et al.* 2006) e Sympycninae (Ulrich 1981). Na análise cladística aqui realizada, não compartilha nenhuma das características sinapomórficas para essas subfamílias. Brooks (2005c) notou similaridades entre *Keirosoma* e espécies de *Paraclius* Loew da Região Oriental e espécies de *Pelastoneurus* Loew da Região Afrotropical (ambos gêneros de Dolichopodinae). Brooks (2005c) concordou, no entanto, com Bickel (*in*

*littera*) em que *Keirosoma* compartilha várias características com *Pseudohercostomus* Stackelberg, descrito originalmente como um Doclihopodinae, mas mantido *incertae sedis* por Brooks (2005c).

O gênero monotípico *Terpsimyia* foi descrito por Becker (1922b; = *Hadroscelus*) como um Sympycninae, mas Grootaert & Meuffels (1999) redescreveram a espécie-tipo e referiram-na como um Diaphorinae. Eles se apoiaram em características como coloração verde metálica (simplicíneos são geralmente opacos ou pouco metalizados), estrutura e posição do *phallus* e cerdas fortes no esternito 8 dos machos, esta última considerada decisiva. O estudo mais detalhado do *phallus* mostrou, no entanto, que ele se assemelha superficialmente ao dos Diaphorinae, nos quais é mais recurvado e acompanha contiguamente a curvatura da cápsula genital. Embora não sejam de comprimento homogêneo, as cerdas do esternito 8 dos machos (caráter 37) de *Terpsimyia* foram codificadas como estado 0, uma vez que não foram consideradas homólogas àquelas vistas em Diaphorinae, as quais são retas, pretas, mais grossas e longas (ao passo que são delicadas, brancas, curvas e menores em *Terpsimyia*). O hipopígio de *Terpsimyia* é bastante modificado, parcialmente devido à distorção do forame, o qual se prolonga pela parede ventral da cápsula genital. A parede dorsal da cápsula, por sua vez, não é esclerotizada, sendo recoberta pelo próctiger. O lobo dorsal do surstilo é bastante delicado, rugoso e recoberto por microtríquias, sendo distinto do apêndice correspondente em outros gêneros. O ovipositor possui acantoforitos com fileira de espinhos pontiagudos, comuns em Sympycninae, mas também a margem posterior côncava dos escleritos dorsais [40(1)], caráter recuperado como sinapomórfico para Rhapsiinae. Apesar de as pernas dos machos serem modificadas em termos de estruturas e cerdas, as das fêmeas são mais conservativas e a tíbia anterior possui uma fileira de cerdas similar a de *Sympycnus* e *Campsicnemus*, considerada por Bickel (1992, 1999, 2012) como parte do plano-básico dos Sympycninae (ainda que sejam mais delicadas e longas). O formato dos olhos em vista anterior também lembra *Campsicnemus*. É possível que *Terpsimyia* seja um Sympycninae altamente modificado. Neste momento, optou-se por mantê-lo *incertae sedis*, tendo em vista a falta de indícios mais conclusivos.

Bickel (2005) descreveu *Phasmaphleps* como um diaforíneo relacionado a *Cryptophleps* e *Chrysotus*. A venação alar distintiva do gênero assemelha-se superficialmente à de alguns Diaphorinae, embora essas modificações tenham se mostrado claramente plásticas. Os pós-gonitos em *Phasmaphleps* não estão associados ao *phallus*, mas correm paralelos a ele dentro da cápsula genital e são bastante esclerotizados,

uma configuração distinta daquela vista nos gêneros de Diaphorinae, bem como *Argyra*, *Dactylonotus*, *Paraclius*, *Acropsilus* ou *Micromorphus*. Os acantoforitos do ovipositor são fundidos medialmente e portam apenas cerdas fortes, diferentemente da maioria dos dolichopodídeos, em que os acantoforitos são separados e munidos de espinhos. Ambas as características mencionadas são provavelmente apomórficas e podem ser de auxílio na inferência do grupo-irmão do gênero.

### Sympycninae

O gênero *Nurteria* foi recuperado em todas as análises como pertencendo a um clado composto por simpicnínios. Sympycninae é uma subfamília ainda mal delimitada dentro de Dolichopodidae. Boa parte de seus gêneros possuem espécies previamente descritas como *Sympycnus*, que pode ser considerado um “reservatório de espécies com aparência simpicnínica”, cujas características de certo modo correspondem à do *Bauplan* da subfamília (Bickel 1992, 1999, 2009, 2012).

A atribuição à subfamília de vários gêneros não proximamente relacionados a *Sympycnus*, contudo, é incerta. Ulrich (1981) combinou os Stolidosomatinae de Becker (1922a), os Peloroepodinae de Robinson (1970a, b) e *Xanthochlorus* com Sympycninae, tornando os limites da subfamília ainda mais imprecisos. Os resultados da análise cladística aqui realizada recuperaram um clado com duas apomorfias de origem única na família: porção dorsal do surstilo dividida em um segundo lobo [56(1)] e superfície ventral dos cercos com pelo menos sua base contígua à cápsula genital [77(1)]. Outras características típicas do hipopígio dos Sympycninae são a superfície dorsal do surstilo recoberta com muitas cerdas longas [57(0)] e ausência do lobo dorsal do surstilo [58(0)].

Por observação própria e dados da literatura, sabe-se que essa combinação de caracteres hipopigiais também está presente em outros gêneros de Sympycninae não incluídos na matriz de dados: *Campsicnemus* Haliday, *Chaetogonopteron* de Meijere, *Erebomyia* Runyon & Hurley, *Filatopus* Robinson, *Liparomyia* White, *Nothorhaphium* Bickel, *Phrudoneura* Meuffels & Grootaert, *Pseudosympycnus* Robinson, *Stolidosoma* Becker, *Syntormon* Loew, *Teuchophorus* Loew, *Yumbera* Bickel. A partir das descrições originais e de comentários de outros autores, é possível inferir que *Humongochela* Evenhuis e *Sympycnidelpus* Robinson também devem pertencer a esse grupo.



Os Sympycninae, assim, parecem mais bem delimitados e homogêneos dessa maneira, possivelmente formando um grupo monofilético, pendendo estudos cladísticos adicionais com o restante dos gêneros simpncíneos, para confirmação se eles devem ou não ser atribuídos a esse grupo. Embora não tenha sido alvo do presente estudo, não houve indício de monofiletismo para um grupo separado de Sympycninae composto por *Pseudosympycnus* + *Stolidosoma*, ambos membros de Stolidosomatinae. Isso evidentemente sugere que sua manutenção (como um subgrupo ou não de Sympycninae) precisa de verificação ulterior. Outro resultado interessante da análise cladística é a inclusão de *Plagioneurus* dentro de Sympycninae, permitindo estabelecer que a subfamília monogênica Plagioneurinae deve ser sinonimizada com Sympycninae. O próximo relacionamento entre *Plagioneurus* e *Nurteria* baseado na perda das cerdas acrosticais [15(1)] certamente é espúrio, uma vez que esse caráter é muito variável dentro de Sympycninae e em Dolichopodidae como um todo.

#### Argyrini

O clado formado por *Anepsiomyia*, *Argyra*, *Dactylonotus*, *Somillus* (incluindo *Pseudargyra*) e *Symbolia* foi delimitado por dois caracteres: surstilos achatados lateralmente [53(1)] e presença de um apêndice ventral na base do surstilo [59(1)], o primeiro também ocorrendo homoplasticamente em *Phasmaphleps*, *Terpsimyia*, *Falbouria* e *Ostenia*. A composição desse grupo merece especial atenção: inclui alguns gêneros da "tribo Argyrini" na proposta de Negrobov (1986) e de Maslova & Negrobov (1996). Esse agrupamento era constituído por *Argyra*, *Falbouria*, *Keirosoma*, *Pseudargyra* e *Somillus*. O grupo foi redefinido, no presente estudo, com a exclusão de *Falbouria* (v. adiante) e *Keirosoma*, e a inclusão de *Anepsiomyia* (Sympycninae em Ulrich 1981 e Yang et al. 2006; Peloroepodinae em Negrobov 1991), *Dactylonotus* e *Symbolia*. As topologias obtidas com valores de  $k \geq 6$  (Anexo 3.E-H) recuperaram apenas relações dicotômicas de parentesco entre os gêneros de Argyrini: (*Dactylonotus* (*Argyra* (*Anepsiomyia* (*Symbolia* + *Somillus*)))). Maior intensidade na pesagem de caracteres homoplásticos—no intervalo  $5 \geq k \geq 0,1$  (Anexo 3.A-D)—recuperou uma tricotomia basal composta por *Dactylonotus*, *Argyra* e o restante dos gêneros, com *Symbolia* parafilético.

*Argyra* foi sustentado em todas as topologias por três sinapomorfias inequívocas: superfície dos tergitos pré-genitais com pruinose forte, criando um brilho prateado [31(1)], escleritos dorsais do ovipositor posicionados posteriormente à metade do

hemitergito 8 [38(1)] e ramos distais dos pós-gonitos recobertos por microtríquias [72(1)] (homoplástica dentro de Diaphorinae). O monofiletismo de *Dactylonotus*, por sua vez, não pôde ser testado (apenas uma espécie incluída), mas três caracteres parecem ser bons indicativos de seu monofiletismo: cerdas verticais ausentes [3(1)] (homoplástico em *Trigonocera*), artículo basal do estilo antenal mais longo que escapo+pedicelo [11(1)] (homoplástico em *Aphasmaphleps* + *Shamshevia*) e apódema hipandrial direito mais curto que o esquerdo [68(2)]. *Dactylonotus* já havia sido incluído em Argyrini por Grichanov (1998b) e esse posicionamento foi, assim, corroborado pelos resultados.

O grupo composto por *Anepsiomyia*, *Symbolia* e *Somillus* possui uma única sinapomorfia, a presença de uma cerda curta ventral na base do tarsômero 1 posterior [24(1)], a qual também ocorre homoplásticamente em *Nurteria*. Outros caracteres observados apenas neste grupo, mas cujas otimizações foram ambíguas, incluem as cerdas na parte superior do anamesepisterno [13(1)] e ovipositor com um esclerito "acessório", originado de uma projeção ventral da extremidade anterior do hemitergitos 8 [41(1)]. O caráter 13(1) é variável em *Symbolia* (ausente em *S. aldrichi* e *S. maculata*), ao passo que o caráter 41(1) não ocorre em *Anepsiomyia*, razão pela qual o gênero é recuperado como irmão dos restantes em algumas topologias. O monofiletismo de *Symbolia* é recuperado nas topologias com  $k \geq 6$  (Anexo 3. E-H) e suportado pela ausência de garras nos tarsos anteriores dos machos [23(1)], caráter que se comporta muito homoplásticamente nas topologias. Robinson (1966) revisou as espécies de *Symbolia* e nenhuma outra característica apontada por ele se mostrou suficiente neste estudo para subsidiar o monofiletismo do gênero, o qual deve ser visto com cautela. Nenhuma sinapomorfia foi encontrada para *Pseudargyra*, de modo que a sinonímia com *Somillus* (Bickel 2009) foi corroborada. Todas as espécies de *Somillus* (incluindo *Pseudargyra*) apresentaram a extremidade distal do pedicelo projetada na base do pós-pedicelo [7(1)] (caráter também sinapomórfico para *Trigonocera*). As espécies originalmente descritas como *Somillus* foram recuperadas como um grupo de caracteres apomórficos dentro do gênero, apresentando, entre outras características, omatríquias longas [2(1)], cerdas de cobertura do corpo abundantes e longas e coloração do corpo preta, em contraposição às cerdas curtas e coloração geral do corpo amarelada nas espécies de "*Pseudargyra*", características também compartilhadas por *Anepsiomyia* e *Symbolia*.

*Urodolichus* e *Acropsilus* foram incluídos como grupos-externos no presente estudo por terem sido referidos como parte de Argyrini por

Grichanov (1998a, c). Esses gêneros merecem consideração mais detalhadas. O agrupamento incluindo *Acropsilus* e *Micromorphus* foi recuperado em todas as topologias, sustentado por uma série de sinapomorfias, duas das quais vistas como bastante confiáveis: primeiro segmento abdominal mais largo que o tórax [32(1)] e presença de uma carena em forma de Y invertido na superfície interno do esternito 8 dos machos [36(1)]. *Acropsilus* havia sido tratado como *incertae sedis* por Bickel (1998) e Ulrich (1981), mas referido como um Peloropecodinae por Negrobov (1991). Esse último posicionamento é endossado pela presente análise, uma vez que *Micromorphus* tem sido tratado também como um Peloropecodinae em catálogos regionais (e.g., Robinson 1970a, b, Bickel & Dyte 1989, Negrobov 1991, Pollet et al. 2004) e mundial (Yang et al. 2006).

O gênero *Urodolichus* foi originalmente descrito como um Dolichopodinae por Lamb (1922). Hollis (1964), por sua vez, descreveu *Onuyana* como um Rhapsiinae, que mais tarde foi sinonimizado com *Urodolichus* por Dyte (1975). Grootaert & Meuffels (1990) descreveram *Mischopyga* como um gênero relacionado a Diaphorinae, posteriormente também sinonimizado com *Urodolichus* (Meuffels & Grootaert 2009) e atribuído a Rhapsiinae (Naglis & Grootaert 2011). Embora não tenha fundamentado sua decisão, Grichanov (1998a) transferiu *Urodolichus* para a tribo Argyrini de Diaphorinae, possivelmente influenciado pela impressão de Hollis (1964) de que *Onuyana* seria próximo a *Ionthadophrys* (= *Somillus*).

Os resultados desta análise cladística corroboram o posicionamento de *Urodolichus* em Rhapsiinae, posicionando-o como grupo-irmão dos demais gêneros do clado amostrados na análise. *Urodolichus* apresenta parte das características aqui entendidas como pertencentes ao plano-básico de Rhapsiinae: margem posterior do esclerito dorsal do ovipositor côncava [40(1)] e surstilo articulado à cápsula genital [55(1)]. A primeira característica também é encontrada em *Terpsimyia*, mas a segunda parece ser uma modificação única dentro de Dolichopodidae e uma sinapomorfia confiável para os Rhapsiinae. Os demais gêneros de Rhapsiinae aqui amostrados são agrupados com base nas seguintes características: lobo apicoventral do epândrio localizado na parede interna da cápsula genital [49(1)], extremidade distal do hipândrio dividida em dois braços bem separados [65(1)] e ausência de lobo dorsal do surstilo [58(0)]. As duas primeiras são apomorfias exclusivas desse clado em Dolichopodidae. O posicionamento de *Lamprochromus* em Rhapsiinae, tradicionalmente visto como um Sympycninae (e.g., Robinson 1970a, Negrobov 1986, 1991, Ulrich

1981, Pollet *et al.* 2004, Yang *et al.* 2006), corrobora os resultados obtidos por Germann *et al.* (2011) para esse gênero com dados moleculares. Por fim, *Nematoproctus* foi posicionado como grupo-irmão de *Rhaphium*, ambos possuindo a extremidade distal do hipândrio abaixo do nível da parede da cápsula genital [64(1)], claramente afastando esse gênero de Diaphorinae (*contra* Robinson 1970a, Grichanov *et al.* 2011).

Os resultados mostraram que a tribo Argyrini tal como inicialmente delimitada (Negrobov 1986, Maslova & Negrobov 1996) e posteriormente reformulada (Grichanov 1998a, b, c) não corresponde a um grupo monofilético. Um táxon de composição similar ao qual poderia ser atribuído o mesmo nome incluiu os gêneros *Anepsiomyia*, *Argyra*, *Dactylonotus*, *Somillus* e *Symbolia*. A questão de esse grupo permanecer ou não em Diaphorinae, no entanto, depende do posicionamento desse clado como grupo-irmão de Diaphorinae. O consenso estrito das topologias obtidas com  $9 \geq k \geq 0,1$  (Fig. 3) não aponta um clado particular como irmão de Diaphorinae, isto é, esta subfamília corresponde a um entre vários clados em uma politomia. O consenso de maioria mostrou um clado composto por (*Paraclius* (*Acropsilus* + *Micromorphus*)) + Diaphorinae (com uma frequência de 53%, um intervalo de confiança muito aquém do desejável). Assim, os resultados não são suficientes para inferir que Argyrini seja, de fato, o grupo-irmão de Diaphorinae. Se os Argyrini não pertencerem efetivamente aos Diaphorinae e tampouco aos Rhaphiinae (Ulrich 1981), surge a questão de receberem status de subfamília dentro de Dolichopodidae. Embora essa pareça ser uma das opções considerando os resultados da análise aqui realizada, optou-se por manter neste momento os Argyrini como um grupo *incertae sedis* dentro de Dolichopodidae. Uma análise global da filogenia de Dolichopodidae daria mais robustez a essa decisão.

### **5.1.2. Monofiletismo e composição dos grupos genéricos e supra-genéricos de Diaphorinae**

Dentro dos novos limites de Diaphorinae, três grupos de gêneros foram recuperados em todas as análises e reconhecidos como tribos dentro da subfamília: Asyndetini, Chrysotini e Diaphorini. O consenso estrito dos cladogramas obtidos resultou em uma tricotomia com esses grupos, mas a reinterpretção da otimização do caráter 37 pode oferecer algum indício adicional sobre as relações de parentesco entre eles. As cerdas fortes

("macrochaetae") no esternito 8 dos machos, vistas nos sistemas tradicionais como uma característica diagnóstica dos Diaphorinae, estão presentes também nos gêneros *Argyra*, *Dactylonotus*, *Somillus* e *Symbolia*.

No presente estudo, esse caráter foi codificado de modo diferente, passando a incluir apenas as condições "cerdas eretas 2-4x mais largas" e "até 4x mais longas que as demais" (v. Lista de Caracteres). A condição presente em Argyrini não foi recuperada como homóloga à de Diaphorinae e a condição codificada como apomórfica é observada em parte de Asyndetini e todos os Diaphorini. Bickel (1996) interpretou essas cerdas como sinapomórficas para *Diaphorus*, *Melanostolus*, *Asyndetus*, *Ostenia* e *Cryptophleps*, embora secundariamente reduzidas ou perdidas neste último gênero. Assim, o estado 37(0), de Asyndetini exceto *Asyndetus*, poderia ser visto como resultado de reduções secundárias em *Cryptophleps* e em *Aphasmaphleps* + *Shamshevia*. Nesse caso, a ausência dessas cerdas poderia ser uma plesiomorfia em Chrysotini, com Asyndetini e Diaphorini como grupos-irmãos, de maneira que a topologia de Diaphorinae seria (Chrysotini (Asyndetini + Diaphorini)). Opostamente, se a ausência em Chrysotini também for interpretada como uma redução apomórfica dentro desse grupo (e de fato várias espécies apresentam heterogeneidade das cerdas, similar à vista nos outros grupos, embora sutil), a transformação do caráter 37(1) pode ser otimizada na base de Diaphorinae e interpretada como outra sinapomorfia para a subfamília. Em face dos resultados inconclusivos, preferiu-se não optar por nenhuma dessas interpretações, mantendo a otimização ambígua do caráter no consenso estrito, como surgimentos independentes em Diaphorini e dentro de Asyndetini (*Asyndetus*).

#### Asyndetini

O monofiletismo de Asyndetini—incluindo *Aphasmaphleps*, *Asyndetus*, *Cryptophleps* e *Shamshevia*—foi confirmado com base em dois caracteres: veia transversal dm-cu deslocada para a base da asa ( $CuAx \leq 0,2$ ) [30(1)] (Anexo 4: E, F; Anexo 6: figs. 1-4) e ovipositor com margem posterior do esternito 8 alargada e deslocada ventralmente [42(1)] (Figs. 4 e 5: B; Anexo 6: fig. 15). Esse resultado corrobora a hipótese prévia de Capellari & Grichanov (2012) sobre o estreito relacionamento desses quatro gêneros. Dois clados foram recuperados dentro de Asyndetini, *Asyndetus* + *Cryptophleps* e *Aphasmaphleps* + *Shamshevia*. O primeiro deles havia sido postulado por Bickel (1996) com base na terminação da veia costal em  $R_{4+5}$  (associada ao deslocamento anterior de  $R_{4+5}$  em direção à

margem anterior da asa) [25(1)] e na quebra (ou fraca esclerotização) de  $M_1$ , cuja metade distal é fracamente unida à basal ou distintamente deslocada anteriormente [28(1)] (Anexo 4: E, F). Os dois caracteres foram recuperados como sinapomórficos para *Asyndetus* + *Cryptophleps*, além da presença de ranhuras na superfície dorsal do *phallus*, à altura de sua emergência da cápsula genital [73(1)] (Figs. 4 e 5: A). Embora pouco documentado em descrições de espécies (mas veja Meuffels & Grootaert 1993: fig. 10; Bickel 1996: figs. 2a, b, 3a, b, e, g; Grootaert & Meuffels 2002: figs. 4, 6), esse caráter foi encontrado em todas as espécies examinadas e parece ser um indicativo confiável do monofiletismo do grupo.

O gênero *Cryptophleps* foi recuperado como monofilético nas análises, conforme indicado pela perda das cerdas acrosticais [15(1)] e na perda da veia transversal dm-cu [30(1)] (Anexo 4: F). Este último caráter, contudo, é variável dentro do gênero, havendo espécies em que essa veia está presente (*C. rothii* Couturier, *C. vitiensis* Bickel, *C. vaea* Bickel, *C. bucculenta* Bickel e *C. ochrihalteratus* Lamb), assim como também há espécies de *Asyndetus* em que dm-cu está ausente (e.g., *A. singularis* Van Duzee, *A. geminus* Becker). O número de cerdas dorsocentrals (não codificado na matriz por ter se mostrado uma característica muito plástica) e sua redução para 4 pares em *Cryptophleps* são vistos tradicionalmente como diagnósticos para o gênero, mas de fato também estão presente em várias espécies de *Asyndetus* (e.g., *A. obscurus* Meuffels & Grootaert, *A. acuticornis* de Meijere, *A. fractus* de Meijere, *A. intermedius* Meuffels & Grootaert, *A. porrectus* Parent, *A. vicinus* Meuffels & Grootaert). Assim, a ausência de cerdas acrosticais parece ser o único caráter diagnóstico relevante de *Cryptophleps*.

O monofiletismo de *Asyndetus*, por sua vez, deve ser visto com ainda maior cautela. A presença de cerdas fortes no esternito 8 dos machos [37(1)] é um caráter cuja evolução merece estudos mais detalhados (v. início desta seção), ao passo que cerdas na margem ventral do epândrio [48(1)] estão presentes também em outros gêneros, como *Diaphorus*, *Trigonocera* e mesmo *Cryptophleps* (e.g., *C. cyplus* Bickel), mas ausentes em alguns *Asyndetus* (e.g., *A. infernus* Bickel), de modo que a confiabilidade do caráter é duvidosa. Um grupo dentro de *Asyndetus*, incluindo a espécie-tipo *A. ammophilus* Loew, foi delimitado pela presença de uma quilha formada pelo prolongamento da margem posterior do esternito 8 das fêmeas [43(1)] (Fig. 4: B) (homoplástico em *Ostenia robusta* Hutton, Fig. 10: B). Segundo os resultados aqui apresentados, há

indícios de que *Cryptophleps* seja um grupo modificado dentro de *Asyndetus*, com perda das cerdas acrosticais, comprimento geralmente menor que 2 mm e olhos aproximados abaixo das antenas. Entretanto, até que mais caracteres possam ser levantados e essa possível sinonímia mais bem fundamentada, optou-se por manter *Cryptophleps* como um gênero separado de *Asyndetus*.

O outro grupo de Asyndetini, composto por *Aphasmaphleps* + *Shamshevia*, foi delimitado com base no primeiro segmento do estilo antenal nos machos mais longo que o comprimento do escapo + pedicelo [11(1)] (Anexo 6: figs. 5-7) (homoplástico em *Anepsiomyia* e *Dactylonotus*). A perda das cerdas escutelares laterais [17(1)] (homoplástica em alguns *Cryptophleps* e *Acropsilus* + *Micromorphus*) pode ser vista também como sinapomórfica para o clado, mas apenas se a otimização atrasada (*deltran*) for assumida. O monofiletismo de *Shamshevia* não pôde ser averiguado, já que apenas *S. hoanibensis* Grichanov foi incluída na análise. Alguns caracteres claramente apomórficos, entretanto, indicam tratar-se de um grupo monofilético: extremidade distal do pedicelo prolongada na base do pós-pedicelo [7(1)] (Anexo 4: C) (homoplástico em *Somillus* e *Trigonocera*), superfície posterior do mesonoto achatada [14(1)] (condição homoplástica na análise, mas única dentro de Diaphorinae), além de características não codificadas neste estudo (Grichanov 2012a, b, c), como o pós-pedicelo muito alongado nos machos e acantoforito com apenas dois espinhos (fêmeas de *S. reshchikovi* Grichanov desconhecidas). *Aphasmaphleps* foi recuperado como monofilético com base na configuração apomórfica dos tarsos anteriores dos machos [22(1)], em que os segmentos 3, 4 e 5 são levemente achatados e com cerdas pálidas curtas na ventral.

#### Diaphorini

Maslova & Negrobov (1996) delimitaram a tribo Diaphorini contendo os gêneros *Dactylonotus*, *Symbolia* (transferidos para Argyrini neste estudo), *Asyndetus*, *Cryptophleps* (transferidos para Asyndetini, tribo não reconhecida por aqueles autores), *Achradocera*, *Chrysotus* (transferidos para Chrysotini, tribo também não reconhecida por aqueles autores), *Diaphorus*, *Melanostolus*, *Ostenia* e *Trigonocera*. Os resultados aqui apresentados não endossam a aceitação de Diaphorini como proposta por Maslova & Negrobov (1996). Assim, a tribo foi redefinida para incluir apenas os gêneros que partilham a margem anterior reta do esclerito dorsal do ovipositor [39(1)] (Figs. 9-11: C): *Diaphorus*

(incluindo *Melanostolus*), *Ostenia* e *Trigonocera*. O caráter 39(1) é a única sinapomorfia inequívoca do grupo, conferindo uma forma de triângulo retângulo ao esclerito dorsal do ovipositor, mas cerdas fortes no esternito 8 dos machos [37(1)] também estão presentes.

Ao abordar o problema da delimitação de *Diaphorus*, Bickel (1996) salientou que gêneros complexos e ricos como esse estão sujeitos a permanecerem parafiléticos até que amplas revisões sejam feitas, uma vez que clados mais distintivos são frequentemente extraídos e elevados ao nível genérico, deixando um resíduo de espécies com características plesiomórficas. Naquela ocasião, Bickel (1996) apontou *Melanostolus* e *Ostenia* como gêneros que se enquadram nesse caso. Os resultados da análise cladística aqui executada mostram indícios de que esse também é o caso de *Trigonocera*. Caracteres apomórficos indicaram o monofiletismo de *Ostenia* e *Trigonocera*, mas não foram encontradas sinapomorfias para *Diaphorus*. Nas topologias de consenso estrito obtidas com  $k \geq 9$  (Anexo 3.G, H), a ausência de garras nos tarsos anteriores dos machos [23(1)] sustentou um clado com as espécies de *Diaphorus* amostradas, embora com reversão em *D. ludibundus* Parent, além de um clado mais inclusivo composto pelas espécies com olhos aproximados acima da antena [1(1)]. Ambos os caracteres, contudo, apresentaram-se altamente homoplásticos na análise. O exame de mais de 40 espécies Australianas de *Diaphorus* (AMSA) mostrou que essas características são muito variáveis em espécies aparentemente próximas e sujeitas a variação conjunta com outros caracteres (e.g., espécies com antenas modificadas costumam ser dicópticas). Estados apomórficos de ambos os caracteres também são encontrados variavelmente em espécies das outras duas tribos. A condição holóptica é encontrada em *Chrysotus* e as garras também estão ausentes, com pulvilos hipertrofiados, em *Asyndetus*, *Chrysotus* e *Melanostolus*. Desse modo, *Diaphorus*, na forma como atualmente está definido, se comporta como um agrupamento claramente parafilético de espécies, dentro do qual os gêneros *Ostenia* e *Trigonocera* se inserem.

Seria justificável, dessa maneira, sinonimizar esses gêneros com *Diaphorus*, reconhecendo apenas grupos de espécies dentro deste último. É possível que novas análises mostrem sinapomorfias que atestassem o monofiletismo de *Diaphorus*. Isso permitiria a continuidade dos táxons *Ostenia* e *Trigonocera* com status genérico, embora o conhecimento atual de evolução da subfamília mostre que essa hipótese não encontra forte corroboração. Taxonomicamente, outra solução envolveria a quebra de *Diaphorus* em grupos monofiléticos menores, com a manutenção do nome genérico ao grupo que incluísse a espécie-tipo, *D. oculatus*. A sinonímia



desses gêneros com *Diaphorus*, entretanto, acarreta uma perda de informação no sistema dos Diaphorinae. Desse modo, tanto *Ostenia* como *Trigonocera* foram mantidos como gêneros, sendo que uma melhor delimitação de *Diaphorus* deve permitir sua subdivisão em unidades menores, com um conteúdo de informativo maior no sistema.

A única exceção entre os gêneros de Diaphorini, sinonimizado com *Diaphorus*, é *Melanostolus*, que teve um exemplar da espécie-tipo examinado neste trabalho. O gênero, originalmente monotípico, foi estabelecido por Kowarz (1884) para *M. melancholicus* (Loew), uma espécie de *Diaphorus* distinta da maioria das congêneres Paleárticas, que não apresenta a condição holóptica nos machos. Algumas espécies Paleárticas de *Diaphorus* (e.g., *D. halteralis* Loew), entretanto, também apresentam a condição dicóptica, o que se aplica igualmente a diversas outras das demais regiões biogeográficas. A comparação das estruturas hipopigiais da espécie-tipo de *Melanostolus* com as restantes (Negrobov 1965, 1984) também não encontrou nenhuma característica apomórfica que pudesse ser para o restante de *Diaphorus*. *Melanostolus*, desse modo, não foi considerado sequer um grupo coeso dentro de *Diaphorus* (como foi o caso de *Ostenia* e *Trigonocera*), mas um apanhado de espécies não relacionadas entre si, diagnosticado por uma característica altamente homoplástica—os olhos aproximados acima das antenas. Por essa razão, *Melanostolus* é aqui tratado como um sinônimo novo de *Diaphorus*.

Os limites do gênero monotípico *Ostenia* foram aqui expandidos para incluir também *Chrysotus diversus* Parent. O gênero era previamente caracterizado pelo grande porte de seus espécimes (maiores que 6 mm), escutelo com 3 pares de cerdas marginais e fêmures e tíbias com muitas cerdas fortes. Com a ampliação de seus limites, o gênero continua endêmico da Nova Zelândia e passa a ter como sinapomorfias as seguintes características hipopigiais: reversão ao formato cilíndrico do lobo apicoventral do epândrio [50(0)], surstilos achatado lateralmente [53(0)] (reversão dentro de Diaphorinae e homoplástica em outros grupos, como Argyrini) e superfície interna do surstilo com uma projeção subapical em forma de dente [60(1)] (Fig. 10: A).

*Trigonocera* também foi recuperado como monofilético nas análises e, além do típico formato triangular do pós-pedicelo [9(1)] (Anexo 4: C), as seguintes outras características foram recuperadas como sinapomórficas para o gênero: machos sem cerda vertical [3(1)] (homoplástico em *Dactylonotus*), extremidade distal do pedicelo prolongada na base do pós-pedicelo [7(1)] (Anexo 4: C) e ápice do

surstilo levemente torcido, com uma saliência acuminada dorsal [54(1)] (Fig. 11: A). A configuração do hipopígio do gênero mostrou-se conservada nas espécies estudadas e outras características foram identificadas como possivelmente apomórficas. A variedade de estados nas demais espécies de *Diaphorus*, no entanto, torna a codificação complexa, como a posição relativa das cerdas no lobo apicoventral do epândrio e a largura do lobo dorsal do surstilo. *Diaphorus dasyncnemus* Loew e *D. mandarinus* Wiedemann apresentaram características hipopigiais similares às de *Trigonocera*, compartilhando não apenas o formato apomórfico do surstilo [54(1)], mas também grande semelhança dos apêndices hipopigiais. Nas topologias obtidas com  $8 \geq k \geq 0,1$  (Anexo 3.A-F), essas duas espécies são recuperadas numa tricotomia com *Trigonocera*. Esses resultados indicam que pode haver um clado mais abrangente incluindo *Trigonocera* no qual as características mais distintivas do gênero, relacionadas à antena [7(1), 9(1)] ainda estão em um estado plesiomórfico. O estudo de mais espécies de *Diaphorus* pode revelar se os caracteres hipopigiais são consistentemente recuperados como sinapomórficos para elas e *Trigonocera*. Se isso for demonstrado, o grupo a que corresponde atualmente *Trigonocera* poderia ser visto como um grupo de antenas modificadas e sem cerda vertical dentro de um clado "*Trigonocera sensu lato*", que passaria a incluir algumas espécies previamente descritas como *Diaphorus*.

#### Chrysotini

O terceiro grupo de gêneros de Diaphorinae forma um clado com o maior gênero da subfamília, *Chrysotus*. O grupo é muito bem delimitado, com base em várias sinapomorfias: inserção medial do estilo antenal no pós-pedicelo [10(1)], superfície do anaproepisterno sem cerdas [12(1)], surstilo sem lobo dorsal [58(0)], surstilo com um espinho ventral no ápice [61(1)], braços hipandriais perdidos [67(1)] e extremidade proximal do *phallus* com uma projeção direcionada ventralmente [74(1)] (Figs. 6 - 8: A; Anexo 5: figs. 4 e 5). A condição apomórfica do caráter 72(1), ramos distais dos pós-gonitos recobertos com microtríquias, está presente em todas as espécies do grupo exceto *Chrysotus mundus* (Loew). Essa é possivelmente uma característica do plano-básico desse clado, mas a otimização do caráter é ambígua nesse ponto da topologia do consenso estrito. De fato, nas topologias obtidas com  $7 \geq k \geq 0,1$  (Anexo 3.A-E), *C. mundus* é recuperado como irmão do restante dos Chrysotini, não compartilhando com eles essa característica. Nessas mesmas topologias,

*Chrysotus flavipes* (Aldrich), comb. nov., é irmã do restante dos Chrysotini—(*C. mundus* (*C. flavipes* + Chrysotini restantes))—, conforme indicado pela posição central do forame genital [45(1)]. A evolução desses dois últimos caracteres ainda requer estudos mais detalhados, inclusive quanto à sua codificação: microtríquias do pós-gonito nem sempre são facilmente visíveis, ao passo que a posição do forame no eixo vertical pode se modificar se a cápsula genital for morfologicamente distorcida. Existe também a possibilidade de que *Chrysotus flavipes* e *C. mundus* componham o grupo-irmão dos demais Chrysotini, como recuperado nas topologias obtidas com  $9 \geq k \geq 8$  (Anexo 3.F, G), permitindo que se atribuísse *status* genérico independente para esse pequeno clado. Ambas as espécies são caracterizadas pelos machos holópticos [1(1)] e ausência de garras nos pulvilos anteriores dos machos [23(1)], características altamente homoplásticas na presente base de dados. Entretanto, ambas também partilham uma condição apomórfica única quanto à distribuição de cerdas no tergito 6 dos machos, restritas à margem lateral inferior do esclerito [33(2)]. Embora características hipopigiais não tenham sido estudadas em *Chrysotus intermedius* (Robinson), comb. nov., essa espécie é morfologicamente muito parecida com as outras duas quanto às características [1(1)], [23(1)] e [33(2)]. Se o clado com *C. flavipes* e *C. mundus* tiver *status* genérico, *C. intermedius* também deve fazer parte desse grupo.

O restante dos Chrysotini foi recuperado como uma grande politomia, partilhando o caráter 45(1), discutido anteriormente, e também pela presença de um segundo espinho subapical surstilo [62(1)], em sua face ventral. A otimização desse último caráter no consenso estrito implica em reversões em *Falbouria*, "*Achradocera*" *wulfi* e várias espécies de *Chrysotus*. Alternativamente, as topologias obtidas com  $2 \geq k \geq 0,1$  (Anexo 3.A-C) e  $k = 8$  (Anexo 3.F) recuperam um clado reunido com base no caráter [62(1)], composto por *Achradocera*, *Lyroneurus* e algumas espécies de *Chrysotus*. Tendo em vista a delimitação ainda deficiente desse clado, as relações dentro de Chrysotini serão discutidas com base na politomia menos resolvida, encontrada no consenso estrito. Nesse clado, ocorre uma situação semelhante à de *Diaphorus* em relação aos demais Diaphorini, em que clados com *status* genérico e características distintivas foram erigidos a expensas da criação de um resíduo parafilético sob *Chrysotus*. De fato, como indicou Bickel (2000: 15), *Chrysotus* se comporta "simplesmente como um nome genérico usado para muitas espécies de Diaphorinae com tamanho pequeno, um aglomerado de descrições espalhadas e inadequadas na maior parte das vezes". A

politomia obtida neste nível da análise em parte reflete essa situação, além da relativa homogeneidade do grupo e insuficiência dos caracteres elencados.

Um problema delicado em uma delimitação objetiva do gênero *Chrysotus* é comprometido pela identidade da espécie-tipo, *Musca nigripes* Fabricius, ainda incerta. O tipo está praticamente destruído, com apenas uma asa e a etiqueta original no alfinete (T. Pape, *in littera*). A questão foi inicialmente abordada por Capellari & Amorim (2012), que indicaram que *Chrysotus laesus* Wiedemann seria um sinônimo-júnior da espécie-tipo e que o "grupo-*laesus*" de *Chrysotus*, como redefinido por Wei & Zhang (2010), poderia ser referido como o clado a receber o nome genérico. Outros grupos de espécies poderiam ser retirados de "*Chrysotus sensu lato*" e combinados em novos gêneros.

Os resultados desta análise cladística recuperaram um clado reconhecido como o grupo-*laesus*-composto por *Chrysotus gramineus* (Fallén), *C. discolor* Loew e *C. laesus*-, o qual compartilha a margem posterior dorsal do epândrio angulada [46(1)] (Fig. 7: A). *C. inconspicuus* Loew foi posicionado como irmão do grupo-*laesus* por compartilhar projeções em forma de aba na extremidade distal do *phallus* [75(1)] (Fig. 7: A). Ambas as características foram apontadas por Wei & Zhang (2010) como diagnósticas de seu grupo-*laesus*, mas a análise aqui executada indica que devem se tratar de sinapomorfias em diferentes níveis inclusivos. Todas as espécies referidas anteriormente exceto *C. laesus* e *C. gramineus* são atribuídas pela primeira vez ao grupo. O estudo de material de outras espécies de *Chrysotus* não incluídas como terminais nesta análise indicou que devem ser transferidas ao grupo-*laesus*: *C. bellus* Van Duzee, *C. blepharosceles* Kowarz, *C. cupreus* (Macquart), *C. vividus* Loew, *C. wisconsinensis* Wheeler (com base no ângulo posterior dorsal do epândrio [46(1)]) e *C. defensus* Negrobov & Maslova, *C. femoratus* Zetterstedt, *C. glebi* Negrobov & Maslova, *C. monticola* Negrobov & Maslova e *C. peculiater* Negrobov & Maslova (com base nas projeções em forma de aba no *phallus* [75(1)]). Aparentemente o grupo-*vividus* e ao menos parte do grupo-*discolor* de *Chrysotus* (*sensu* Van Duzee 1924), ambos Neárticos, fazem parte do grupo-*laesus*, fazendo-o um grupo de distribuição majoritariamente Holártica, com extensões secundárias nas regiões Afrotropical (*C. inconspicuus*) e Neotropical (uma espécie não descrita, muito similar a *C. discolor*).

Dentro da amostragem limitada de espécies de "*Chrysotus sensu lato*", dois outros clados foram recuperados: o grupo-*longipalpus* (*sensu*

Van Duzee 1924) e um grupo composto por *C. affinis* Loew e *C. obliquus* Loew. O grupo-*longipalpus* foi estabelecido por Van Duzee (1924) para abrigar *C. longipalpus* Aldrich, *C. sagittarius* Van Duzee, *C. crosbyi* Van Duzee e *C. flavus* Aldrich. *C. flavus* foi posteriormente reconhecido como uma espécie de *Xanthina*, ao passo que o exame das demais espécies do grupo mostrou que *C. sagittarius* deve ser colocado em sinonímia com *C. longipalpus*. O grupo, tal como redefinido, deverá incluir as espécies que não apenas apresentam palpos alongados [5(1)], mas também um intumescimento na face ventral do primeiro tarsômero da perna anterior dos machos [21(1)]: *C. crosbyi*, *C. longipalpus*, *C. miripalpus* Parent, *C. xiphostoma* Robinson e outras duas espécies não descritas da Costa Rica e de Belize. O outro grupo, composto por *C. affinis* e *C. obliquus*, deverá incluir as espécies que possuem uma fileira de cerdas longas na face anterior da tíbia posterior dos machos [20(1)]. Outras espécies, também de distribuição Neártica, provavelmente fazem parte desse grupo: *C. currani* Van Duzee, *C. halteralis* Van Duzee e *C. tibialis* Van Duzee. Assim como no grupo-*longipalpus*, a morfologia hipopigial de *C. affinis* e *C. obliquus* é bastante similar. O monofiletismo desse clado, no entanto, deve ser visto com cautela, uma vez que o comprimento e a disposição das cerdas na tíbia podem se mostrar homoplásticos com a inclusão de caracteres adicionais.

As demais espécies de *Chrysotus* incluídas na análise restaram dispersas na politomia do consenso. "*Diaphorus*" *amoenus* Aldrich foi transferida aqui para *Chrysotus* baseado nos resultados desta análise, decisão que é substantiada pela distinção de Robinson & Vockeroth (1981) para esses gêneros (Robinson & Vockeroth 1981: passo 16 da chave, que separa *Diaphorus* de *Achrdocera* e *Chrysotus*). Com base nas descrições originais, várias espécies nominais de *Diaphorus* das regiões Neártica e Neotropical ainda necessitam ser transferidas para *Chrysotus*. As características principais elencadas por aqueles autores foram utilizadas na matriz de dados [12, 33, 33] e se mostraram úteis na análise cladística, mostrando-se diagnósticas para Diaphorini e Chrysotini. A maioria das espécies descritas como *Diaphorus*, mas de fato pertencentes a Chrysotini ("*Chrysotus sensu lato*"), são espécies com habitus geral similar ao de *Diaphorus* propriamente dito, geralmente bem maiores que as espécies reconhecidas como *Chrysotus* no Velho Mundo. Os representantes desse grupo amostrados no presente estudo (*Chrysotus amoenus*, *C. angustifrons*, *C. flavipes*, *C. mundus*, *C. quadratus*, *C. spectabilis* e as espécies de *Lyroneurus*) possivelmente formam um grado dentro de Chrysotini.

*Chrysotus angustifrons* (Robinson) e *C. spectabilis* (Loew) foram agrupadas dentro um clado em algumas análises ( $9 \geq k \geq 3$ , Anexo 3.D-G) com base na condição holóptica dos machos [1(1)] e nas longas cerdas posteriores do tergito 6 dos machos [34(1)] (homoplástico em *Falbouria*, Anexo 5: fig. 1). Robinson (1975) havia tratado essas duas espécies, juntamente com *C. robustus* (Robinson) e *C. wirthi* (Robinson), como um grupo dentro de *Diaphorus*, apontando sua possível proximidade com *Lyroneurus* (reconhecido por aquele autor como um subgênero de *Diaphorus*). Capellari & Amorim (2010) redescreveram essas espécies, transferido-as para *Chrysotus* e rejeitando a hipótese de Robinson (1975) de que tivessem maior proximidade com *Lyroneurus*. Essa posição foi corroborada por esta análise cladística. Recentemente, tanto *C. angustifrons* como *C. spectabilis* foram transferidas para *Dubius* (Wei 2012), que incluiu em seu gênero espécies da China Paleártica—*Dubius autumnalus* Wei, *D. curtus* Wei, *D. frontus* Wei, *D. hongyaensis* Wei e *D. succurtus* Wei—e da região Neotropical—*Chrysotus angustifrons*, *C. maculatus* (Parent), *C. robustus*, *C. spectabilis* e *C. wirthi*. Apesar de as espécies chinesas (incluindo a espécie-tipo desse gênero, *D. curtus*) não terem sido incluídas nesta análise, *Dubius* aparece aqui como sinônimo de *Chrysotus*. Essa é uma decisão delicada, pois a delimitação vaga de *Chrysotus* vai requerer subdivisões do gênero no futuro—cenário no qual *Dubius* poderá retomar seu status genérico. Ainda assim, a composição do gênero é muito heterogênea e as características enumeradas por Wei (2012) como distintivas de *Dubius* em relação a *Chrysotus* são evidentemente insuficientes: corpo maior, fronte estreita e face mais larga, e antena inserida no meio da cabeça ou abaixo. Levando em conta apenas as espécies Neotropicais, *C. angustifrons*, *C. robustus*, *C. wirthi* e *C. spectabilis* possivelmente compõem um clado majoritariamente caribenho, ao passo que *C. maculatus* possui características alares, quetotaxia e hipopigiais que devem colocá-la próxima a *Diaphorus mediotinctus* Becker e *D. propinquus* Becker (Capellari & Amorim 2010). As espécies Paleárticas, por sua vez, foram avaliadas apenas com base nas ilustrações e fotos de Wei (2012), cujas descrições originais estão em chinês. Em especial, o *phallus* de *D. curtus*, *D. succurtus* e *D. hoanygensis* apresenta projeções muito similares às vistas no grupo *laesus*, enquanto que as demais espécies não possuem essas projeções no hipopígio. Do modo como foi delimitado, *Dubius* possivelmente é polifilético. Com exceção da largura relativa da fronte e face (os quais são homoplásticos), a diagnose de *Dubius* é aplicável a todos os membros Chrysotini. Desse modo, *Dubius* foi reconhecido como um sinônimo novo de *Chrysotus*.

Meuffels & Grootaert (1996) estabeleceram o subgênero *Angiopus* para incluir *Chrysotus halteratus*, baseado em características distintivas do tarso anterior dos machos. Uma espécie de *Chrysotus* não descrita das Filipinas foi estudada e se adequa ao conceito desse subgênero pelas características de quetotaxia e morfologia hipopigial, mas não pelas modificações tarsais—interpretadas como autapomórficas de *C. halteratus*. Estudo de mais espécimes das regiões Oriental e Australiana poderá revelar outras espécies pertencentes a esse grupo, havendo a possibilidade de que o subgênero possa ser elevado à categoria genérica.

O gênero monotípico *Falbouria*, conhecido apenas das ilhas açoreanas, foi atribuído aos Argyrini por Maslova & Negrobov (1996) e Grichanov (1998a). A redescrição da espécie-tipo do gênero por Capellari & Amorim (2012), no entanto, permitiu inferir que o gênero era de fato mais próximo a *Chrysotus* que a *Argyra*. Tendo em vista que o grupo-*laesus* deverá ser a referência para a identidade de *Chrysotus* por provavelmente incluir a espécie-tipo, *Musca nigripes*, conforme visto acima, e que *Falbouria acorensis* não compartilha as características apomórficas desse grupo, Capellari & Amorim (2012) optaram por não sinonimizar *Falbouria* com *Chrysotus*. Além disso, é possível que outras espécies ainda não examinadas da região macarronésica componham um clado com *Falbouria*. Esse grupo forma um clado distinto do grupo-*laesus*, de modo que a subdivisão de *Chrysotus* em unidades menores com *status* genérico, demandando o uso do nome *Falbouria*, recomenda sua manutenção desde já.

Loew (1857b) estabeleceu *Lyroneurus* para as espécies Neotropicais que não se enquadravam em *Diaphorus*. Embora seu *status* tenha sido controverso nos tratamentos subsequentes (sinônimo de *Diaphorus* em Aldrich 1901, 1902, Van Duzee 1929, Robinson 1970b; *status* genérico em Becker 1922a, Parent 1930, 1931), *Lyroneurus* sempre foi visto como um grupo relacionado a *Diaphorus*. Recentemente, Pollet *et al.* (2004) sinonimizaram *Lyroneurus* com *Chrysotus* com base na distinção de Robinson & Vockeroth (1981) entre *Diaphorus* e *Chrysotus*. O gênero foi recuperado nas topologias aqui obtidas como um clado filogeneticamente mais próximo a *Chrysotus*, delimitado pela metade distal da veia  $R_{4+5}$  sinuosa [26(1)] (Anexo 4: H) e pela presença de um grupo de cerdas entre a cerda basiventral e as cerdas do lobo apicoventral do epândrio [52(1)] (Fig. 8: A). Uma terceira característica apomórfica compartilhada pelas espécies de *Lyroneurus* é a presença de uma saliência transversal na margem ventral anterior do epândrio [47(1)] (Fig. 8: A). Esse caráter também está presente em seu estado apomórfico em *Chrysotus quadratus*

(Van Duzee). O sinal filogenético desse caráter, no entanto, deve ser interpretado com cuidado, uma vez que essa parece ser uma característica variável em indivíduos de uma mesma espécie (codificado como “?” para “*Diaphorus*” *amoenus*). De modo similar ao tratamento dado a *Falbouria*, *Lyroneurus* também foi mantido como um gênero independente de *Chrysotus*.

Uma questão similar à de *Lyroneurus*, de atribuição de categoria taxonômica, envolveu *Achradocera*, reconhecido ora como um gênero independente (Becker 1922a, Parent 1933a), ora sinônimo de *Chrysotus* (Van Duzee 1924, Robinson 1970b). Robinson (1975) reabilitou *Achradocera* como gênero, diagnosticando-o pelas cerdas ventrais do occipício brancas e achatadas [4(1)] e pelo formato do pós-pedicelo, alongado após afunilamento abrupto na base [8(1)] (Anexo 4: A), recuperados como sinapomórficos para o gênero nesta análise cladística. Além desses dois caracteres, pós-gonitos deslocados ventralmente e com formato circular (em vista lateral) após uma constrição [71(1)] e a superfície dorsal do *phallus* rugosa após emersão da cápsula genital [73(2)] (Fig. 6: A) também foram sinapomorfias do grupo. Bickel (2000) sugeriu que a ausência de um “montículo pubescente na base do surstilo” (=lobo apicoventral do epândrio) também pudesse ser sinapomórfico para *Achradocera*. Todas as espécies estudadas aqui apresentaram a redução desse lobo, de modo que essa possivelmente seria outra sinapomorfia para o gênero. Essa codificação, no entanto, acarretaria não homologia com estados vistos em alguns Rhabdiinae, *Argyra* e *Plagioneurus*, de maneira que foi mantida a codificação inaplicável para caracteres do lobo apicoventral do epândrio de *Achradocera*. Bickel (2000) também suspeitou que as espécies Afrotropicais de *Achradocera* não pertencessem ao gênero, uma vez que as descrições originais não faziam menção a cerdas occipitais brancas e achatadas [4(1)]. Estudo de material de duas das quatro espécies africanas atribuídas a *Achradocera* demonstrou que elas de fato não possuem nenhuma das apomorfias do gênero. De fato, o próprio formato do pós-pedicelo é diferente do visto nas espécies Neotropicais do gênero, e codificada aqui como [8(0)] em *Achradocera africana* Parent. Assim, *Chrysotus africanus* (Parent), comb. nov., e *C. wulfi* (Parent), comb. nov., são aqui formalmente transferidas de *Achradocera* para *Chrysotus*, de maneira que esse gênero mantém sua distribuição primariamente Neotropical, com extensões secundárias na Polinésia (Bickel 2000). Embora não tenham sido examinados exemplares das outras duas espécies africanas de *Achradocera*, *A. ealensis* Parent e *A. rutshuruensis* Vanschuytbroeck, ambas provavelmente devem ser transferidas para *Chrysotus*.



### 5.1.3. Lista de caracteres

Abaixo estão relacionados os caracteres utilizados na matriz de dados cladística. Entre parênteses, estão os índices de consistência e de retenção, nessa ordem, separados por ponto-e-vírgula, para cada um dos caracteres otimizados na topologia de consenso estrito de todas as topologias obtidas com o intervalo  $9 \geq k \geq 0,1$  (Fig. 3). A fim de complementar a discussão dos grupos feita acima, alguns comentários foram adicionados aos caracteres, quando isso pareceu pertinente.

#### Cabeça

1. Margem interna dos olhos entre a fronte (0,11; 0,20): (0) paralelas, (1) aproximadas
2. Comprimento das omatríquias relativo à largura dos omatídeos (machos) (1,00; 1,00): (0) menor ou tão longo quanto, (1) maior
3. Superfície do vértice entre o montículo ocelar e a margem dos olhos (machos) (0,50; 0,66): (0) com cerda vertical, (1) nua
4. Cerdas ventrais do occipício (0,50; 0,66): (0) não achatadas, (1) achatadas
5. Comprimento do palpo relativo ao comprimento da face (1,00; 1,00): (0) menor, (1) maior
6. Superfície dorsal do escapo (0,20; 0,66): (0) nua, (1) pubescente
7. Extremidade distal do pedicelo (0,33; 0,75): (0) não projetada dentro do pós-pedicelo, (1) projetada dentro do pós-pedicelo (Anexo 4: C)
8. Perfil lateral do pós-pedicelo (1,00; 1,00): (0) trapezóide, (1) projeção anterior alongada após constrição abrupta basal (Anexo 4: A)
9. Perfil lateral do pós-pedicelo (1,00; 1,00): (0) trapezóide, (1) triangular, projeção anterior alongando-se gradualmente (Anexo 4: C)

10. Inserção do stylus antenal (0,33; 0,92): (0) superior ("dorsal") (Anexo 4: C e D), (1) medial ("apical") (Anexo 4: A e B)

Em descrições, utilizam-se geralmente os adjetivos "dorsal" e "apical" para referir-se à posição de inserção do estilo antenal. Uma vez que a inserção se dá na face anterior do pós-pedicelo (e não na "dorsal" e tampouco na ventral), optou-se pela referência a superior e medial. A aparência de inserção dorsal do estilo geralmente ocorre quando há uma dilatação do pós-pedicelo, com crescimento de sua parte inferior, logo abaixo da inserção do estilo. Similarmente, o uso de apical transmite a ideia de que o estilo se insere na ponta de algo, o que dificilmente é o caso. Na verdade um estilo pode ser apical e superior (e.g., *Trigonocera*) ou apical e medial (e.g., *Achrdocera*).

11. Comprimento do artículo basal do stylus antenal relativo ao comprimento escapo+pedicelo (machos) (0,33; 0,50): (0) mais curto (Anexo 4: A-D), (1) tão ou mais longo (Anexo 6: figs. 5-7)

#### Tórax

12. Superfície do anapropisterno (= "parte superior do proepisterno, em frente ao espiráculo anterior") (1,00; 1,00): (0) pubescente, (1) nua (*Achrdocera*, *Chrysotus*, *Falbouria*, *Lyroneurus*)
13. Superfície superior do anamesepisterno (Ulrich 1971) (0,33; 0,71): (0) nua, (1) pubescente

Cerdas no anamesepisterno não foram notadas em nenhuma das descrições originais ou redescrições de espécies de *Anepsiomyia*, *Pseudargyra*, *Somillus* ou *Symbolia* (Becker 1922a, Brèthes 1924, Parent 1938, Van Duzee 1930, Robinson 1966). Em *Somillus* (incluindo *Pseudargyra*), essas cerdas são especialmente visíveis, sendo ainda mais abundantes em *S. melanosoma* Brèthes, ao passo que nem todos os *Symbolia* as possuem e em *Anepsiomyia* são diminutas a tal ponto que sua observação se torna difícil. A presença dessas cerdas parece estar associada (no sentido de caracteres dependentes) à presença de uma cerda pequena na parte dorsal do metepisterno, abaixo e posterior ao espiráculo posterior. A cerda na parte dorsal do metepisterno foi observada em todos os *Somillus* e nos *Symbolia* que também apresentam cerdas no anamesepisterno. Embora não tenham sido encontradas cerdas no metepisterno de *Anepsiomyia flaviventris* (Meigen), o número insuficiente de exemplares examinados e o estado de preservação dos exemplares

examinados não asseguraram a acurácia da observação. Isso indicaria dependência entre esses caracteres de quetotaxia, de modo que cerdas no metepisterno foram excluídas da lista de caracteres.

14. Superfície posterior do mesonoto (0,25; 0,25): (0) arredondada, (1) achatada

Bickel (1985) observou espécimes de *Medetera aldrichi* Wheeler preservados logo após sua emergência da cutícula pupal, em que o mesonoto posterior era claramente arredondado. Uma vez que em *Medetera* a condição encontrada é com o mesonoto achatado posteriormente, Bickel (1985) concluiu, através da evidência ontogenética, que a condição achatada é apomórfica em dolichopodídeos, sugerindo ainda que ela tenha surgido independentemente em diversos grupos, relacionada à fixação dos músculos longitudinais do voo ou à elasticidade do tórax. Brooks (2005c) considerou a condição achatada plesiomórfica, uma vez que ocorre também em Parathalassinae, grupo-irmão do restante dos Dolichopodidae. No presente estudo, a análise mostra a condição achatada como apomórfica e homoplástica neste nível da evolução da família.

15. Superfície medial do mesonoto (0,14; 0,40): (0) com cerdas acrosticais, (1) sem cerdas acrosticais
16. Tamanho da cerda notopleural posterior relativo à anterior (1,00; 1,00): (0) similar, (1) menor

A redução de tamanho da cerda notopleural posterior é apomórfica em algumas espécies de *Cryptophleps*. Em *C. kerteszi* Lichtwardt e *C. rothii* Couturier essa cerda é perdida (Grootaert & Meuffels 1987), considerada como um passo posterior à sua redução.

17. Superfície do escutelo, lateral às cerdas escutelares mediais (0,25; 0,50): (0) com cerdas escutelares laterais, (1) sem cerdas escutelares laterais (laterais ausentes)
18. Superfície dorsal do escutelo (1,00; 1,00): (0) apenas com cerdas escutelares, (1) coberto com pequenas cerdas além das escutelares

Apesar de codificadas apenas para a superfície do escutelo, cerdas adicionais também são vistas no vértice e no mesonoto quando as escutelares estão presentes, mas não foram codificadas por serem caracteres claramente dependentes. O estado apomórfico delimitou o grupo *Lasiargyra* de *Argyra*, às vezes reconhecido como subgênero do segundo e que inclui a espécie tipo, *A. diaphana* (Macquart).

Pernas

19. Superfície ventral da tíbia média no 1/3 medial (machos) (1,00; 1,00): (0) lisa, (1) com escavação precedida por um intumescimento do podômero

Além de *Achradocera contracta* (Van Duzee) e *A. tuberculata* (Van Duzee), outras espécies parecem apresentar o mesmo estado apomórfico desse caráter (Parent 1933a), possivelmente compondo um clado dentro do gênero.

20. Superfície anterior da tíbia posterior (machos) (1,00; 1,00): (0) sem cerdas mais longas que as demais, (1) com uma fileira de cerdas bem mais longas que as demais
21. Ápice da face ventral do primeiro tarsômero anterior (machos) (1,00; 1,00): (0) reto, (1) intumescido
22. Conformação dos tarsômeros 3-5 anteriores (machos) (1,00; 1,00): (0) cilíndricos, sem cerdas conspícuas, (1) levemente achatados, com cerdas pálidas curtas na face ventral
23. Extremidade distal do quinto tarsômero anterior (machos) (0,13; 0,31): (0) com garras, (1) com uma única garra, (2) sem garras (pulvilos frequentemente hipertrofiados)

Parent (1925) apontou a natureza relativa do grau de hipertrofia dos pulvilos, mais pronunciado em algumas espécies que em outras. Na visão de Parent (1925), sempre que os pulvilos são hipertrofiados, as garras tarsais estariam ausentes (fundidas ao pulvilo), de modo que a observação do caráter não ficaria sujeita ao relativo grau de hipertrofia do pulvilo, mas sim à ausência ou presença de garras. O estudo de espécies de vários gêneros neste estudo (*Aphasmaphleps*, *Asyndetus*, *Chrysotus*, *Diaphorus*, *Symbolia*) mostrou que a relação não é constante. Muitas vezes o pulvilo não é hipertrofiado, mas as garras estão ausentes. Outras vezes os pulvilos são hipertrofiados, mas apenas uma das garras está ausente. Sendo assim, optou-se por abrir mão da hipertrofia dos pulvilos e codificar um caráter quanto à presença das garras.

24. Superfície ventral do primeiro tarsômero posterior (machos) (0,66; 0,90): (0) sem cerda conspícua, (1) com cerda longa, (2) com cerda curta

Asa

25. Terminação da veia costal (1,00; 1,00): (0) em M (Anexo 4: G-J), (1) em R<sub>4+5</sub> (Anexo 4: E e F)
26. Metade distal de R<sub>4+5</sub> (1,00; 1,00): (0) reta (Anexo 4: E-G, I-J), (1) sinuosa (Anexo 4: H)
27. Veia bm-cu (bm-m em Saigusa 2006) (Ø; Ø): (0) desenvolvida, mesmo que incompleta, (1) ausente

Negrobov (1986) postulou que a presença da veia bm-cu em Sciapodinae seria uma simplesiomorfia compartilhada com paratalassiíneos, indicando que a subfamília Sciapodinae seria grupo-irmão do restante dos dolichopodídeos. A codificação (1) "ausente" foi utilizada aqui interpretando a veia como perdida (alguns sciapodíneos possuem-na incompleta, indicando uma gradativa redução nesse grupo e sua perda completa nos dolichopodídeos restantes).

28. Continuidade de M<sub>1</sub> (0,33; 0,71): (0) esclerotizada e sempre contínua, (1) interrompida no 1/3 distal da asa (ou apenas pouco esclerotizada), com sua metade distal fracamente unida à basal ou distintamente deslocada anteriormente (Anexo 4: E e F)
29. Veia M<sub>2</sub> (Ø; Ø): (0) presente, (1) ausente

Embora também presente em alguns Dolichopodinae, a presença de M<sub>2</sub> foi vista por Negrobov (1986) como uma simplesiomorfia em Sciapodinae, interpretada como indicio do posicionamento dessa subfamília como grupo-irmão do restante dos Dolichopodidae. Desse modo, a codificação (1) "ausente" foi utilizada aqui significando que a veia M<sub>2</sub> foi perdida nos demais dolichopodídeos.

30. Veia transversal dm-cu (0,66; 0,90): (0) presente, posicionada no meio da asa (CuAx > 0,2) (Anexo 4: G-J), (1) presente, posicionada próxima à base da asa (CuAx ≤ 0,2) (Anexo 4: E), (2) ausente (Anexo 4: F)

Nos gêneros de Asyndetini, a veia transversal dm-cu é deslocada para a base da asa. A codificação (2) "ausente" foi utilizada interpretando-se que a veia é perdida, com uma condição extrema de deslocamento para a base, tornando-a indistinguível.

Abdômen

31. Superfície dos tergitos pré-genitais (1,00; 1,00): (0) sem pruinosidade ou apenas na extremidade inferior, (1) com forte pruinosidade, criando um brilho prateado [Argyra]
32. Largura do tergito 1 relativa à do tórax (1,00; 1,00): (0) similar ou menor, (1) maior
33. Superfície do tergito 6 (machos) (0,20; 0,78): (0) pubescente, cerdas recobrando todo o esclerito (1) nua, (2) pubescente, cerdas restritas à margem lateral inferior

A codificação contingente não foi utilizada nesse caso, devido à dúvida quanto à evolução do caráter: se o esclerito nu foi gradualmente recoberto por cerdas ou se o contrário.

34. Comprimento das cerdas posteriores do tergito 6 relativo ao dos tergitos anteriores (machos) (0,25; 0,00): (0) similar, (1) mais longo

C.E. Dyte (manuscrito não publicado) discutiu o provável papel das cerdas longas no final do abdômen dos machos, que evitariam a aproximação por trás entre machos durante a corte. Cerdas longas na margem posterior do esclerito 6 dos machos de Chrysotini teriam, nesse sentido, a mesma função (embora não sejam homólogas) das cerdas longas no esternito 8 dos machos de Diaphorini e Asyndetini (*Asyndetus*) e foram consideradas uma característica apomórfica por Dyte.

35. Configuração do segmento 7 (machos) (0,66; 0,66): (0) similar ao segmento 6 ou pouco modificado, (1) formando um pedúnculo alongado, (2) bastante reduzido, escondido sob o tergito 6

A literatura frequentemente trata a exposição do hipopígio como um caráter chave para identificação das subfamílias de Dolichopodidae, descritos ou como "pedunculados" ou como "encapsulados". A condição pedunculada, entretanto, parece ser de duas naturezas distintas. Em uma delas o "pedúnculo" é formado pelo segmento 7 pouco modificado, com formato similar ao do segmento 6, e portando cerdas (uma condição plesiomórfica), apenas se curvando sob o abdome (*Sciapodinae*, *Medeterinae*). Outra condição é aquela em que um pedúnculo propriamente dito é formado pela modificação do segmento 7 em uma haste, com formato muito diferente do segmento 6, e geralmente nu (*Dolichopodinae*,

Peloropecodinae). Uma exceção a essas duas configurações é a condição do gênero australiano *Atlatlia* Bickel, que possui um pedúnculo especializado, mas ainda com cerdas. É possível ainda que a evolução desse caráter se dê com estados aditivos, em que a redução (hipopígio encapsulado) seja precedida pela formação do pedúnculo verdadeiro. A resolução das topologias, devido às limitações de escopo desta análise, entretanto, não permite conclusões mais robustas sobre a evolução desse caráter.

36. Superfície interna do esternito 8 (machos) (1,00; 1,00): (0) lisa, (1) com uma carena em forma de Y invertido
37. Comprimento relativo das cerdas do esternito 8 (machos) (0,50; 0,94): (0) homogêneo, (1) heterogêneo, ao menos com 4 cerdas eretas 2-4x mais largas e até 4x mais longas que as demais, geralmente próximas à borda do esclerito (às vezes 6 em *Asyndetus* e até 12 em *Ostenia*)

Veja discussão detalhada sobre a otimização e evolução do caráter na seção "5.1.2".

#### Ovipositor

38. Posição dos escleritos dorsais relativa ao comprimento dos hemitergitos do segmento 8 (1,00; 1,00): (0) em torno da metade dos hemitergitos, (1) posteriores à metade dos hemitergitos
39. Formato da margem anterior do esclerito dorsal dos hemitergitos do segmento 8 (1,00; 1,00): (0) convexa, (1) reto (esclerito como um triângulo retângulo) (Figs. 9-11: C)
40. Formato da margem posterior do esclerito dorsal dos hemitergitos do segmento 8 (0,50; 0,83): (0) convexa, (1) côncava
41. Extremidade anterior dos hemitergitos do segmento 8 (0,50; 0,87): (0) sem projeção ventral, (1) com projeção ventral que se estende até à extremidade anterior do esternito 8
42. Margem posterior do esternito 8 (1,00; 1,00): (0) não deslocada ventralmente, (1) alargada e deslocada ventralmente (Figs. 4 e 5: B; Anexo 6: fig. 15)

43. Margem posterior do esternito 8 (0,50; 0,75): (0) reta (1) prolongada em forma de quilha (Fig. 4: B)
44. Margens laterais dos acantoforitos (1,00; 1,00): (0) sem ranhura, (1) com ranhura (Figs. 4-11: B; Anexo 5: fig. 7; Anexo 6: fig. 15)

#### Hipopígio

45. Posicionamento do forame no eixo vertical (0,33; 0,91): (0) periférico (Figs. 4 e 5, 9-11: A; Anexo 6: fig. 12), (1) central (Figs. 6-8: A; Anexo 5: fig. 4)
46. Margem posterior dorsal do epândrio (1,00; 1,00): (0) redonda, (1) angulada (Fig. 7: A)
47. Margem anterior dorsal do epândrio (0,50; 0,66): (0) lisa, (1) com uma saliência transversal (Fig. 8: A)
48. Margem ventral do epândrio à altura da emersão do hipândrio e-ou *phallus* (0,20; 0,42): (0) nua, (1) pubescente (Fig. 4 e 9: A)
49. Posição do lobo apicoventral do epândrio (1,00; 1,00): (0) na superfície externa da cápsula, (1) na superfície interna da cápsula
50. Formato do lobo apicoventral do epândrio (0,50; 0,96): (0) cilíndrico, (1) achatado lateralmente (Figs. 4-9 e 11: A; Anexo 5: fig. 4; Anexo 6: fig. 12)
51. Margem da parede do epândrio, próximo à conexão dele com o hipândrio (1,00; 1,00): (0) sem projeção evidente, (1) com projeção evidente, geralmente com assimetria entre a direita e esquerda

O que nas descrições de espécies de *Rhaphium* geralmente é descrito como homólogo aos lobos apicoventrais do epândrio de fato corresponde a um par de estruturas aparentemente exclusivas de *Rhaphium*, sinapomórficas para o gênero. O lobo apicoventral do epândrio em *Rhaphium*, assim como nos demais rafiíneos exceto *Urodolichus*, está posicionado internamente na parede da cápsula genital, sendo pouco pronunciado e às vezes identificável apenas pela presença de suas cerdas.



52. Superfície da parede do epândrio entre a cerda basiventral e as cerdas do lobo apicoventral do epândrio (1,00; 1,00): (0) nua, (1) pubescente (Fig. 8: A)
53. Formato do surstilo (0,25; 0,83): (0) cilíndrico, (1) achatado lateralmente (Fig. 10: A; Anexo 5: fig. 4)
54. Formato do ápice do surstilo (0,33; 0,50): (0) arredondado, (1) levemente torcido, com uma saliência acuminada dorsal (Fig. 11: A)
55. Conexão do surstilo ao epândrio (1,00; 1,00): (0) não articulada, (1) articulada
56. Porção dorsal do surstilo (1,00; 1,00): (0) maciça, sem divisão (1) dividida em um segundo lobo

O lobo surstilar descrito como lobo dorsal do surstilo em Sympycninae não é homólogo ao lobo de mesmo nome em Diaphorini, Asyndetini e outros grupos. O "lobo dorsal" de simpicnínios é, na verdade, uma divisão do próprio lobo ventral. Isso é indicado pela presença de uma cerda forte e longa tanto no lobo ventral de Diaphorinae como no falso lobo dorsal de Sympycninae. Assim, de acordo com os resultados desta análise, não há um lobo dorsal do surstilo genuíno no plano-básico de Sympycninae, mas sim uma configuração sinapomórfica para o grupo envolvendo a divisão do lobo ventral.

57. Superfície ventral do surstilo (0,25; 0,76): (0) coberta com muitas cerdas, geralmente longas, (1) coberta com poucas cerdas, geralmente curtas
58. Superfície dorsal na base do surstilo (área entre surstilo e cerco) (0,25; 0,91): (0) sem projeções, (1) conectado a um apêndice, o lobo dorsal do surstilo (Figs. 4, 5 e 9-11: A)

A diversidade de morfologias de surstilos em Dolichopodidae é vasta. Uma questão relevante no estudo da evolução morfológica de terminália da família seria saber se no plano-básico de Dolichopodidae o surstilo seria uma única peça ou se seria dividido em dois lobos. Em Sciapodinae, geralmente apenas um lobo está presente em gêneros vistos como portando uma condição semelhante à do plano-básico daquela subfamília (Bickel 1994), como *Amblypsilopus* Bigot, *Heteropsilopus* Bigot e *Parentia* Hardy. Em Parathalasiini, dois lobos geralmente são observados (Brooks & Cumming 2011, 2012, Brooks & Ulrich 2012). Enquanto o lobo dorsal de dolycopodídeos aparenta ser uma extensão distinta do

lobo ventral e projeta-se internamente da cápsula, no entanto, a existência de dois lobos em paratalassiíneos parece ser ocasionada pela invaginação de um mesmo lobo (de maneira que, portanto, um único lobo estaria presente em *Parathalasiini*). Neste estudo, o apêndice que recebe primariamente o nome de surstilo corresponde ao "lobo venral do surstilo" das descrições morfológicas tradicionais.

59. Superfície ventral na base do surstilo (área entre surstilo e lobo apicoventral do epândrio) (1,00; 1,00): (0) sem projeções, (1) conectado a um apêndice mais estreito que o surstilo

A condição apomórfica, projetada, possivelmente derivada do lobo apicoventral do epândrio, e está presente em *Argyrini* tal como esse táxon está aqui delimitado: *Anepsiomyia*, *Argyra*, *Dactylonotus*, *Somillus* e *Symbolia*. Em *Argyra*, o lobo apicoventral do epândrio é muito reduzido, mas identificável pela presença de duas cerdas fortes e longas. Nesse gênero, o apêndice apomórfico e o lobo apicoventral do epândrio poderiam ser equivocadamente interpretados como um mesmo apêndice: um lobo apicoventral do epândrio alongado. Contudo, o apêndice ventral ao surstilo possui outras cerdas posicionadas no ápice, permitindo, assim, que fossem reconhecidos como não homólogos, um deles identificado como um lobo distinto e codificado como 59(1), ao passo que o formato do lobo apicoventral do epândrio foi codificado como 49(-).

60. Superfície subapical interna do surstilo (1,00; 1,00): (0) lisa, (1) com uma projeção dorsal em forma de bico (Fig. 10: A)
61. Superfície ventral na região apical do surstilo (1,00; 1,00): (0) nua ou apenas com cerdas (Figs. 4 e 5: A; Anexo 6: fig. 12), (1) com um espinho (Anexo 5: fig. 4)
62. Superfície ventral na região subapical do surstilo (0,14; 0,50): (0) nua ou apenas com cerdas (Figs. 4 e 5: A; Anexo 6: fig. 12), (1) com um segundo espinho (Figs. 6-8: A)
63. Extremidade distal do hipândrio (1,00; 1,00): (0) presente, (1) ausente

A perda da extremidade distal do hipândrio (=Opisthyandrium *sensu* Ulrich 1974) foi interpretada como de tendo uma origem única na evolução de Dolichopodidae, consistindo em um dos indícios mais confiáveis de que os Diaphorinae, da maneira que esse grupo é delimitado aqui, formam um agrupamento monofilético. Em algumas espécies, a margem ventral da cápsula genital é acuminada e poderia ser vista como um remanescente do

hipândrio, embora nenhuma distinção entre os tegumentos das duas áreas tenha sido notada. Mesmo nesses casos, em que a fusão entre hipândrio e epândrio seria imperceptível, o caráter também seria recuperado como sinapomórfico para Diaphorinae, se assim codificado.

64. Posição da extremidade distal do hipândrio relativa à cápsula genital (1,00; 1,00): (0) marginal, (1) interna
65. Formato da extremidade distal do hipândrio (1,00; 1,00): (0) estrutura única, não dividida, (1) dividida em dois braços bem separados
66. Superfície ventral da extremidade distal do hipândrio (1,00; 1,00): (0) lisa, (1) pontuada
67. Braços hipandriais (0,33; 0,91): (0) presentes (Figs. 4, 5, 9 e 11: A; Anexo 6: fig. 12), (1) ausentes (Figs. 6-8 e 10: A; Anexo 5: fig. 4)
68. Comprimento do apódema hipandrial direito relativo ao esquerdo (1,00; 1,00): (0) simétricos, (1) mais longo, (2) mais curto
69. Pós-gonitos (1,00; 1,00): (0) bem esclerotizados e distintos, projetados distalmente (1) pouco esclerotizados e pouco distintos da parede do *phallus*, não projetados distalmente

À primeira vista, pós-gonitos desenvolvidos não estão presentes nos gêneros rafiíneos *Rhaphium*, *Nematoproctus* e *Lamprochromus*. No entanto, a inspeção minuciosa revela uma pequena estrutura membranosa ou pouco esclerotizada, associada intimamente à parede do *phallus* na sua porção medial. Aparentemente, essa estrutura envolve o *phallus* e foi tratada neste estudo como correspondente aos pós-gonitos. Em *Urodolichus*, a região do *phallus* que se curva proximamente à parede da cápsula associa-se ao hipândrio altamente esclerotizado e com projeções irregulares. Nessa região, não foi possível discernir se havia um pós-gonito reduzido como nos gêneros acima mencionados, de modo que o caráter (e também o seguinte, pelas mesmas razões) foi codificado como 69(?).

70. Ramos proximais (internos) dos pós-gonitos (0,20; 0,82): (0) em contato com o *phallus*, (1) desconectado do *phallus* (Figs. 4, 5 e 9-11: A; Anexo 6: fig. 12)
71. Formato dos ramos distais (externos) dos pós-gonitos em vista lateral (1,00; 1,00): (0) não deslocados ventralmente e

- retangulares, (1) deslocados ventralmente e circulares após constrição (Fig. 6: A)
72. Superfície dos ramos distais (externos) dos pós-gonitos (0,33; 0,92): (0) nua, (1) coberta com microtríquias (Figs. 6-8: A; Anexo 5: fig. 4)
73. Superfície dorsal do *phallus*, à altura da emersão da cápsula epandrial (0,50; 0,81): (0) liso, sem modificações, (1) com ranhuras (Figs. 4 e 5: A), (2) rugosa (Fig. 6: A)
74. Extremidade proximal do *phallus* (1,00; 1,00): (0) lisa, (1) com projeção direcionada ventralmente (Figs. 6-8: A; Anexo 5: fig. 4)
75. Extremidade distal do *phallus* (1,00; 1,00): (0) sem projeções conspícuas, (1) com projeções em forma de aba (Fig. 7: A)
76. Formato dos cercos (1,00; 1,00): (0) achatados, (1) filiformes
77. Superfície ventral dos cercos (1,00; 1,00): (0) livre em toda sua extensão, (1) pelo menos a base contígua à margem anterior da cápsula genital

## 5.2. Aspectos taxonômicos

### 5.2.1. Chave de identificação para os gêneros de Diaphorinae do mundo

1. Antena geralmente inserida próxima ao meio da cabeça, face dorsal do escapo nua. Metade posterior do mesonoto arredondada (achatada em *Shamshevia*). Veia M com apenas um ramo ( $M_2$  ausente). Coxa posterior com cerda lateral no  $\frac{1}{4}$  basal; fêmures médio e posterior sem cerda pré-apical desenvolvida ou não se sobressaindo das cerdas de cobertura ao redor; tarsômero 5 dos machos às vezes com pulvilo hipertrofiado. Hipopígio: encapsulado, escondido sob o tergito 6; porção distal do hipândrio ausente. Ovipositor: acantoforitos com ranhura lateral ..... Diaphorinae Schiner...2
- 1'. Sem a combinação de caracteres acima ..... demais dolícopodídeos

2. Estilo antenal inserido na porção medial do pós-pedicelo. Anaproepisterno nu. Tergito 6 dos machos pubescente, geralmente com muitas cerdas ou com ao menos uma próxima à margem lateral do esclerito. Hipopégio (Figs. 6-8: A; Anexo 5: figs. 4 e 5): forame geralmente central; surstilos com um ramo, portando ao menos um espinho apical na face ventral; ramo distal do pós-gonito reduzido, geralmente coberto por microtríquias, ramo proximal ausente; parte proximal do *phallus* com uma projeção curta direcionada ao centro da cápsula genital .....  
..... Chrysotini Aldrich **nov. stat.**...3
- 2'. Estilo antenal inserido na porção superior do pós-pedicelo. Anaproepisterno com ao menos uma cerda. Tergito 6 dos machos nu, raramente pubescente. Hipopégio (Figs. 4, 5, 9-11; Anexo 6: figs. 12 e 13): forame periférico; surstilos com dois ramos, sem espinhos apicais; ramo distal do pós-gonito estendendo-se para fora da cápsula genital, nu, ramo proximal delicado, mas presente; parte proximal do *phallus* sem projeção ..... 6
3. Pós-pedicelo afilado abruptamente na base e estendendo-se em uma projeção delgada (Anexo 4: A). Cerdas pós-oculares inferiores achatadas e brancas. Hipopégio (Fig. 6: A): lobo apicoventral do epândrio não projetado da superfície da cápsula; surstilos com dois espinhos apicais fortes na face ventral; *phallus* estrangulado e com superfície dorsal granulosa à altura da emersão da cápsula; ramo distal do pós-gonito deslocado ventralmente e circular em vista lateral após constrição ..... *Achradocera* Becker
- 3'. Pós-pedicelo não como acima, geralmente retangular ou triangular. Cerdas pós-oculares finas e não achatadas, de cor variável. Hipopégio: lobo apicoventral do epândrio geralmente projetado da superfície da cápsula; surstilos com um ou dois espinhos na face ventral; formato do *phallus* variado; ramo distal do pós-gonito geralmente retangular em vista lateral ..... 4
4. Face dos machos com margens paralelas, olhos nunca se tocando abaixo da antena. Veia  $R_{4+5}$  dos machos sigmoide no 1/3 distal (Anexo 4: H). Hipopégio (Fig. 8: A): superfície do epândrio entre

- o lobo lateral e a cerda basiventral geralmente coberto por pequenas cerdas ..... *Lyroneurus* Loew
- 4'. Face dos machos geralmente estreitada em direção ao ápice, olhos frequentemente se tocando abaixo da antena. Veia  $R_{4+5}$  dos machos reta ou levemente curvada, nunca sigmoide. Hipopígio: superfície do epândrio entre o lobo lateral e a cerda basiventral lisa .. 5
5. Superfície anterior dos fêmures médio e posterior com 3-4 cerdas fortes em fileira. Tíbias com cerdas longas. Margem posterior do tergito 6 dos machos com cerdas longas (estendendo-se além do ápice do abdômen e das cerdas do esternito 8) (Anexo 5: fig. 1). Hipopígio (Anexo 5: figs. 4 e 5): surstilo achatado lateralmente, com um espinho ventral curto em forma de gota no ápice; superfície dorsal do *phallus*, à altura da emersão da cápsula epandrial, levemente rugosa ..... *Falbouria* Dyte
- 5'. Superfície anterior dos fêmures médio e posterior geralmente sem cerdas fortes em fileira. Tíbias com cerdas curtas. Demais características variadas (hipopígio: Fig. 7: A) .....  
..... *Chrysotus* Meigen
6. Veia transversal dm-cu deslocada para o  $\frac{1}{4}$  basal de M ( $CuAx \leq 0,2$ ); Veia M geralmente modificada: interrompida ou com quebra à altura do  $\frac{1}{3}$  distal ou às vezes inteiramente evanescente (Anexo 4: E, F, Anexo 6: figs. 1-4)). Ovipositor (Figs. 4 e 5: B e C; Anexo 6: figs. 14-16)): escleritos dorsais dos hemitergitos 8 trapezoides; esternito 8 alargado e deslocado ventralmente ....  
..... *Asyndetini* Enderlein...7
- 6'. Veia transversal dm-cu posicionada em torno da  $\frac{1}{2}$  de M ( $CuAx > 0,2$ ); Veia M não modificada como acima (Anexo 4: I e J). Ovipositor (Figs. 9-11: B e C): escleritos dorsais dos hemitergitos 8 em forma de triângulo retângulo; esternito 8 não alargado e deslocado ventralmente ..... *Diaphorini* Schiner...10

7. Primeiro estilômero antenal dos machos mais longo que o comprimento do escapo + pedicelo (Anexo 6: figs 5-7). Veia costal geralmente terminando em M e veia M forte e sem quebra (Anexo 5: figs. 3 e 4) (em algumas espécies de *Aphasmaphleps*, a veia costal termina entre  $R_{4+5}$  e M e a veia M é evanescente; Anexo 5: figs. 1 e 2). Tergito 6 dos machos pubescente. Hipopígio (Anexo 6: fig. 12): superfície dorsal do *phallus* lisa por toda a sua extensão ..... 8
- 7'. Primeiro estilômero antenal dos machos tão longo quanto ou mais curto que o comprimento do escapo + pedicelo (ex.: Anexo 4: D). Veia costal terminando em  $R_{4+5}$  e veia M com quebra e/ou evanescente (Anexo 4: E e F). Tergito 6 dos machos nu. Hipopígio (Figs 4 e 5: A): superfície dorsal do *phallus* rugosa à altura da emersão da cápsula genital ..... 9
8. Pedicelo antenal prolongado na base do pós-pedicelo. Pós-pedicelo longo, em forma de faixa e acuminado. Metade posterior do mesonoto achatada. Veia M forte, deslocada anteriormente em direção à margem da asa e levemente divergente em relação a  $R_{4+5}$  no ápice. Tarsômeros anteriores dos machos não modificados ..... *Shamshevia* Grichanov
- 8'. Pedicelo antenal não prolongado no pós-pedicelo. Pós-pedicelo curto ou apenas levemente projetado, com ápice arredondado (Anexo 6: figs. 5-7). Metade posterior do mesonoto arredondada. Veia M forte e paralela a  $R_{4+5}$  ou evanescente e divergente de  $R_{4+5}$  (Anexo 6: figs. 1-4). Tarsômeros anteriores dos machos levemente espessados, com cobertura ventral de cerdas brancas, tarsômeros 4 e 5 com cerdas dorsais mais longas no ápice ..... *Aphasmaphleps* Grichanov
9. Face e clipeo estreitados nos machos, olhos frequentemente unidos abaixo da antena. Cerdas acrosticais ausentes. Quatro pares de cerdas dorsocentraais ..... *Cryptophleps* Lichtwardt
- 9'. Face e clipeo largos nos machos, margem interna dos olhos com lados paralelos. Cerdas acrosticais presentes. Cinco a seis pares de cerdas dorsocentraais, raramente quatro ..... *Asyndetus* Loew

10. Cerdas verticais ausentes. Margens internas dos olhos paralelas na frente dos machos. Ápice do pedicelo prolongado na base do pós-pedicelo; pós-pedicelo triangular, com projeção anterior alongando-se gradualmente (Anexo 4: C). Hipopígio (Fig. 11: A): lobo lateral do epândrio com as duas cerdas apicais aproximadas na extremidade dorsal; ápice do lobo ventral do surstilo levemente torcido e pontiagudo; lobo dorsal do surstilo bastante estreito, da mesma largura da cerda apical em sua extremidade; cerco com base arredondada e projeção digitiforme .....  
 ..... *Trigonocera* Becker
- 10'. Cerdas verticais presentes (ausentes apenas em espécies holópticas de *Diaphorus*). Margens internas dos olhos paralelas ou aproximadas na frente dos machos. Ápice do pedicelo reto, não prolongado na base do pós-pedicelo; pós-pedicelo geralmente retangular e sem modificações conspícuas (Anexo 4: D). Hipopígio: variável (algumas espécies de *Diaphorus* com hipopígio semelhante ao de *Trigonocera*) ..... 11
11. Margens internas dos olhos paralelas na frente dos machos, nunca aproximadas acima das antenas. Hipopígio (Fig. 10: A): lobo lateral do epândrio cilíndrico e com três cerdas dispostas em fileira ao longo do apêndice; lobo ventral do surstilo achatado lateralmente e com uma projeção dorsal em forma de bico no ápice .....  
 ..... *Ostenia* Hutton
- 11'. Margens internas dos olhos geralmente aproximadas e obliterando a frente dos machos. Hipopígio (Fig. 9: A): lobo lateral do epândrio achatado lateralmente e com uma cerda mais basal e duas apicais; lobo ventral do surstilo cilíndrico e sem projeção dorsal em forma de bico no ápice ..... *Diaphorus* Meigen



### 5.2.2. Gêneros incluídos em Diaphorinae

#### SUBFAMÍLIA DIAPHORINAE SCHINER

Diaphorinae Schiner, 1864: 47. Gênero-tipo: *Diaphorus* Meigen, 1824.

**Descrição.** Dolicopodídeos de tamanho pequeno a grande, de menos de 2 mm (*Cryptophleps*) até mais de 6 mm (*Ostenia*), geralmente com coloração metálica. **Machos. Cabeça.** Olhos às vezes aproximados acima (e.g., *Chrysotus*, *Diaphorus*) ou abaixo (e.g., *Aphasmaphleps*, *Chrysotus*, *Cryptophleps*) das antenas (mssc). Antena geralmente inserida próxima ao meio da cabeça, superfície dorsal do escapo nua. **Tórax.** Metade posterior do mesonoto arredondada (achatada em *Shamshevia*). Acrosticais presentes (bi- ou unisseriadas) ou ausentes (e.g., *Cryptophleps*); 4-6 pares de dorsocentrais; 2 intra-alares (1 pré- e 1 sutural); 3 supra-alares (1 pré- e 2 pós-suturais); 1 pós-alar; 2 notopleurais; geralmente 3 pós-pronotais (geralmente 1 forte e duas menores); anapropisterno nu (*Chrysotini*) ou com cerdas (*Asyndetini*, *Diaphorini*); geralmente dois pares de escutelares (par lateral às vezes perdido). **Asa.** Membrana geralmente hialina com venação pouco modificada, exceto em *Asyndetini*. **Pernas.** Coxa posterior com cerda lateral no  $\frac{1}{4}$  basal; fêmures médio e posterior sem cerda pré-apical desenvolvida ou não se sobressaindo das cerdas de cobertura ao redor; tarsômero 5 às vezes com pulvilo hipertrofiado e/ou garras ausentes (e.g., *Aphasmaphleps*, *Asyndetus*, *Chrysotus*, *Diaphorus*) (mssc). **Abdomen.** Geralmente seis segmentos visíveis (o tergito 6, quando nu, escondido sob o tergito 5: *Asyndetini* e *Diaphorini*); cerdas das margens posteriores dos tergitos geralmente mais longas que as anteriores; tergito 6 nu (*Asyndetus*, *Cryptophleps* e *Diaphorini*) ou pubescente (*Chrysotini*); segmento 7 não desenvolvido, conferindo aparência encapsulada ao hipopígio; esternito 8 às vezes com 4-6 (até 12 em *Ostenia*) cerdas mais fortes destacando-se das demais ao redor (*Asyndetus* e *Diaphorini*). **Hipopígio.** Encapsulado, parcialmente escondido sob o tergito 6. Lobo apicoventral do epândrio achatado lateralmente (às vezes bastante reduzido em *Asyndetini*); surstilo com um único lobo (*Chrysotini*) ou com um segundo lobo, dorsal (*Asyndetini* e *Diaphorini*); ramos internos dos pós-gonitos desconectados do *phallus*;

porção distal do hipândrio ausente. **Fêmeas. Ovipositor.** Segmentos 6-10 telescopados. Tergitos 6 e 7 com incisão em forma de "U" na margem anterior; acantoforitos com ranhura lateral, geralmente portando 3-5 espinhos.

Os gêneros de Diaphorinae reconhecidos neste estudo estão elencados a seguir, reunidos em suas respectivas tribos. Descrições pormenorizadas de cada um deles estão além do escopo deste estudo, mas diagnoses comparativas entre gêneros de uma mesma tribo são apresentadas. Decisões sobre atos nomenclaturais estão detalhadas na seção "Análise Cladística".

#### TRIBO ASYNDETINI ENDERLEIN

Asyndetini Enderlein, 1936: 112. Gênero-tipo: *Asyndetus* Loew, 1869.

**Diagnose.** Estilo antenal inserido na face superior do pós-pedicelo. Anaproepisterno com ao menos uma cerda. Veia transversal dm-cu deslocada para o  $\frac{1}{4}$  basal de M ( $CuAx \leq 0,2$ ); veia M geralmente modificada: interrompida ou com quebra à altura do  $\frac{1}{3}$  distal ou às vezes inteiramente evanescente (Anexo 4: E e F; Anexo 6: figs. 1-4). Tergito 6 dos machos geralmente nu (pubescente em *Aphasmaphleps* e *Shamshevia*). Esternito 8 dos machos geralmente com cerdas curtas ou 2 cerdas um pouco mais longas se sobressaindo das demais ao redor (mas 4-6 cerdas fortes em *Asyndetus*). Hipopígio (Figs. 4 e 5: A; Anexo 6: figs. 12 e 13): forame próximo à margem da cápsula; surstilo com dois lobos, o dorsal geralmente menor; ramos distais dos pós-gonitos nus, geralmente com formato de ganchos; extremidade proximal do *phallus* sem projeções. Ovipositor (Figs 4 e 5: B e C; Anexo 6: figs. 14-16): escleritos dorsais dos hemitergitos 8 trapezoides; esternito 8 alargado e deslocado ventralmente.

#### GÊNERO APHASMAPHLEPS GRICHANOV

***Aphasmaphleps* Grichanov, 2010: 406.** Espécie-tipo: *Aphasmaphleps bandia* Grichanov, designação original.

**Diagnose.** Olhos dos machos tocando-se abaixo das antenas e obliterando a face (mssc). Primeiro estilômero antenal dos machos mais longo que o comprimento do escapo + pedicelo, mas mais curto que o segundo estilômero (mssc) (Anexo 6: figs. 5-7). Metade posterior do mesonoto arredondada. Acrosticais presentes; cinco pares de dorsocentrais; um par de escutelares. Veia C terminando entre  $R_{4+5}$  e M,  $R_{4+5}$  e M levemente divergentes e M evanescente (mssc) (Anexo 6: figs. 1 e 2) (em *A. bickeli* Capellari & Grichanov e *A. stuckenbergi* Capellari & Grichanov, C termina em M,  $R_{4+5}$  e M são paralelas e M é forte; Anexo 6: figs. 3 e 4). Tarsômeros anteriores dos machos levemente espessados, com cobertura ventral de cerdas brancas, tarsômeros 4 e 5 com cerdas dorsais mais longas no ápice (mssc). Tergito 6 dos machos pubescente. Superfície dorsal do *phallus* lisa por toda a sua extensão (Anexo 6: fig. 12).

Material examinado: v. Anexo 6
--------------------------------

#### GÊNERO *ASYNDETUS* LOEW

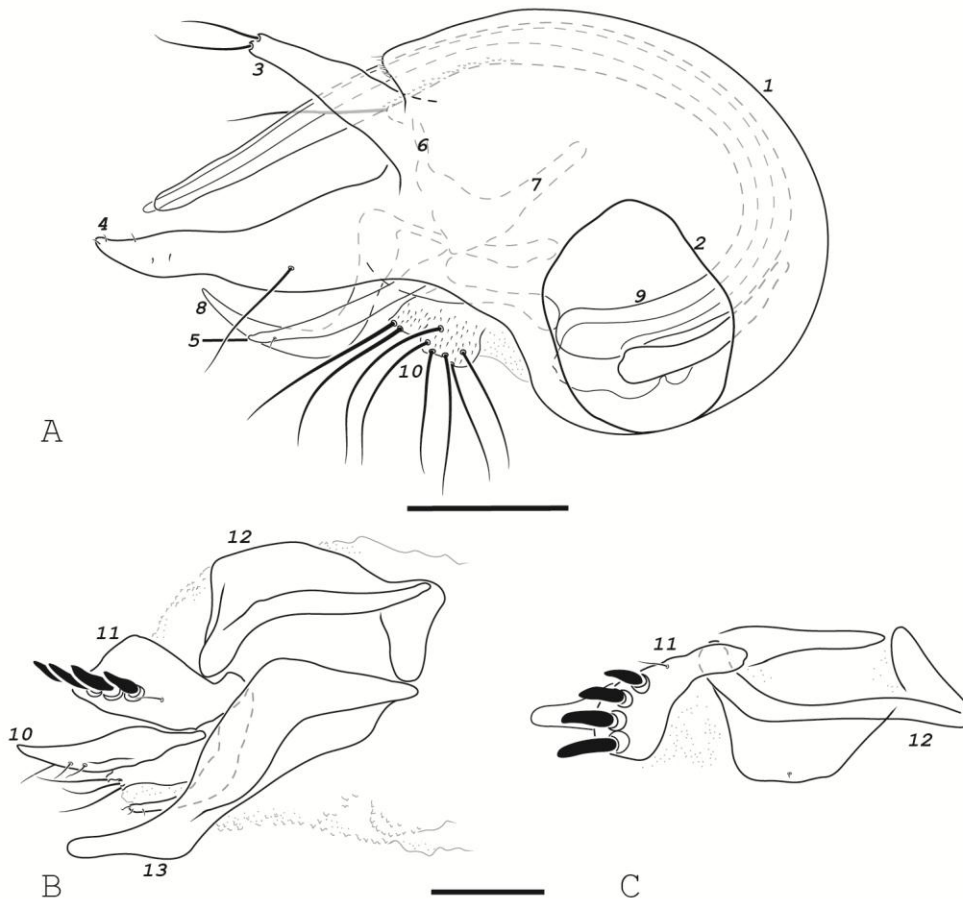
*Anchineura* Thomson, 1869: 506. Espécie-tipo: *Anchineura tibialis* Thomson (monotípia).

***Asyndetus* Loew**, 1869: 35. Espécie-tipo: *Asyndetus ammophilus* Loew, designação em Coquillett (1910: 511). Solicitação pendente ao C.I.N.Z. de *nomen protectum* a *Asyndetus* em detrimento de *Anchineura* (v. Sabrosky 1999).

*Meringopherusa* Becker, 1902: 56. Espécie-tipo: *Meringopherusa separata* Becker, designação em Dyte (1975: 247). Ref.: Czerny & Strobl (1909).

**Diagnose.** Olhos dos machos com faces paralelas, não convergindo abaixo das antenas. Extremidade distal do pedicelo não prolongado na base do pós-pedicelo; primeiro estilômero antenal dos machos mais curto que o comprimento do escapo + pedicelo. Metade posterior do mesonoto arredondada. Acrosticais presentes; cinco ou seis pares de dorsocentrais (raramente quatro); dois pares de escutelares. Veia C terminando em  $R_{4+5}$ , bem antes do ápice da asa; veia M geralmente com quebra, raramente contínua, com sua seção distal evanescente ou deslocada anteriormente

(Anexo 4: E). Tergito 6 dos machos nu. Superfície dorsal do *phallus* rugosa à altura da emergência da cápsula genital (Fig. 4: A).



**Figura 4.** A: *Asyndetus* sp. 1, hipopígio (lateral esquerda). B, C: *A. ammophilus* Loew, ovipositor (B, lateral esquerda; C, dorsal, metade direita. (Código numérico das estruturas na seção 4.1. **Escala: 0,1 mm**)

#### Material examinado

*Asyndetus* sp. 1: ♂ BRASIL, São Paulo, Teodoro Sampaio, 24-30.ix.2002, V.C. Silva leg.; ♀, idem, mas xi.1977, M. Alvarenga leg. (MZSP).

*Asyndetus ammophilus* Loew: ♂ ♀ CANADÁ, Nova Escócia, South Harbour, 29.vi.1983, J.R. Vockeroth leg.; ♂ EUA, Flórida, Highlands Co., 24.iv.1967, B.V. Peterson leg.; ♂ idem, mas Belleview, Marion Co., 13.v.1967 (CNCI).

*Asyndetus decaryi* Parent: 2♂♂ ♀ ÁFRICA DO SUL, Calvinia, Nieuwoudtville, 14.x.1964, B.R. Stuckenberg leg.; ♂ ♀ idem, mas KwaZulu-Natal, Kruger Park, 9.xii.1972 (NMSA).

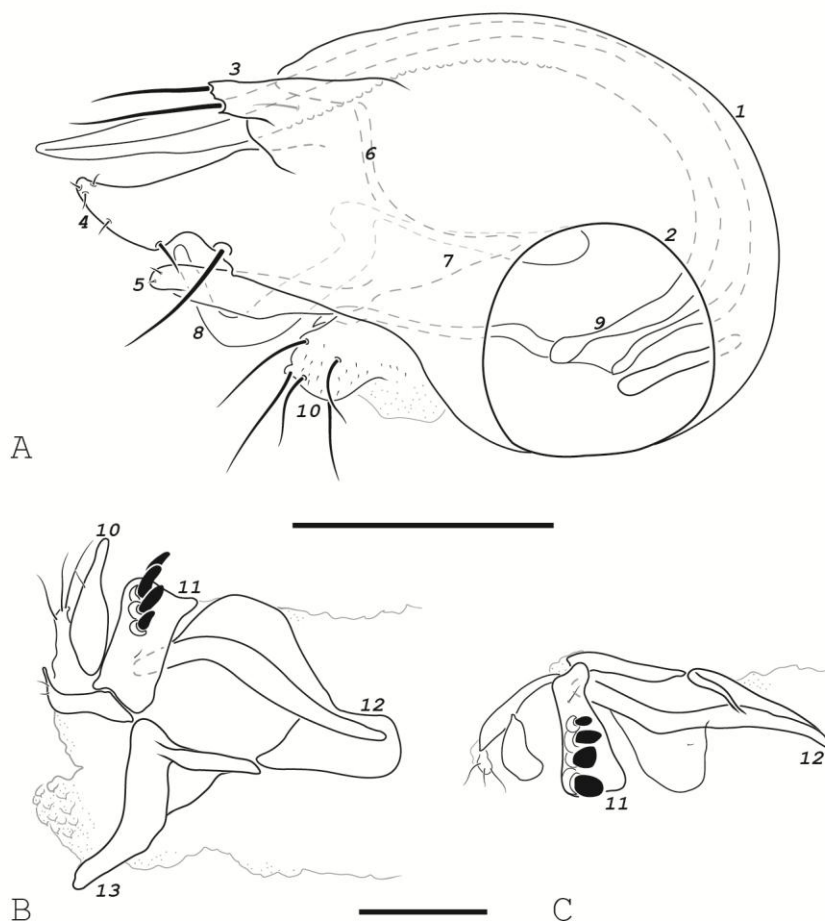
*Asyndetus infernus* Bickel: 3♂♂ ♀ AUSTRÁLIA, Território do Norte, Borraloola, 22.xii.1991, M.S. & B.J. Moulds leg. (AMSA).

*Asyndetus interruptus* (Loew): ♂ ♀ COSTA RICA, Guanacaste, RVS Ostional, 13-16.vi.2004, M. Moraga et al. leg.; 2♂♂ idem, mas 15, 16.vi.2004; ♀ idem, mas Limón, PN Cahuita, 16.x.2002, E. Rojas leg. (INBio).

*Asyndetus tibialis* (Thomson): 2♂♂ EQUADOR, Galápagos, Isabela, 2-15.iii.1989, S. Peck & B. Sinclair leg.; ♀ idem, mas Santa Cruz, 1-8.iv.1989, S. Peck leg. (CNCI).

#### GÊNERO *CRYPTOPHLEPS* LICHTWARDT

*Cryptophleps* Lichtwardt, 1898: 491. Espécie-tipo: *Cryptophleps kerteszi*, monotypia.



**Figura 5.** *Cryptophleps yungaburra* Bickel. A: hipopígio (lateral esquerda); B-C, ovipositor (B, lateral esquerda; C, dorsal, metade direita). (Código numérico das estruturas na seção 4.1. Escala: 0,1 mm)

**Diagnose.** Olhos dos machos convergindo abaixo das antenas, às vezes obliterando a face (mssc). Extremidade distal do pedicelo não prolongado

na base do pós-pedicelo; primeiro estilômero antenal dos machos mais curto que o comprimento do escapo + pedicelo. Metade posterior do mesonoto arredondada. Acrosticais ausentes; quatro pares de dorsocentrais; dois pares de escutelares, o lateral geralmente às vezes reduzido ou ausente. Veia C terminando em  $R_{4+5}$ , bem antes do ápice da asa; veia M geralmente com quebra, raramente contínua, com sua seção distal evanescente ou deslocada anteriormente; veia transversal dm-cu geralmente perdida (às vezes presente como um traço fraco) (Anexo 4: F). Tergito 6 dos machos nu. Superfície dorsal do *phallus* rugosa à altura da emersão da cápsula genital (Fig. 5: A).

Material examinado

*Cryptophleps* sp. 1: 3♂♂ 10♀♀ MADAGASCAR, Antsiranana, Réserve Spéciale d'Ankarana, 21-28.i.2001, S.M. Goodman leg. (AMSA).

*Cryptophleps cyplus* Bickel: 4♂♂ ♀ AUSTRÁLIA, Queensland, Cockatoo Creek, 12.xi-14.xii.1993, P. Zborowski leg. (AMSA).

*Cryptophleps nova* Bickel: ♂ PT (AMSA).

*Cryptophleps papuanus* Grootaert & Meuffels: 2♂♂ ILHAS SALOMÃO, Guadalcanal, 15km E de Honiara, 24-31.i.2008, C. Reid & M. Vagalo leg. (AMSA).

*Cryptophleps vitiensis* Bickel: ♂ PT (AMSA).

*Cryptophleps yungaburra* Bickel: 2♂♂ ♀ AUSTRÁLIA, Queensland, Tully River, 10.iv.1994, D.J. Bickel leg. (AMSA).

**GÊNERO *SHAMSHEVIA* GRICHANOV**

***Shamshevia* Grichanov**, 2012: 558. Espécie-tipo: *Shamshevia hoanibensis* Grichanov, designação original.

**Diagnose** (baseado em Grichanov 2012a, b, c). Olhos dos machos convergindo abaixo das antenas, mas não obliterando a face. Extremidade distal do pedicelo prolongado até o 1/3 basal do pós-pedicelo. Primeiro estilômero mais longo que o comprimento do escapo + pedicelo e que o segundo estilômero (mssc). Metade posterior do mesonoto achatada. Acrosticais presentes, cinco pares de dorsocentrais; um par de escutelares. Veia C terminando em M,  $R_{4+5}$  e M levemente divergentes no

ápice e deslocadas para a margem anterior da asa. Tergito 6 dos machos pubescente. Superfície dorsal do *phallus* lisa por toda a sua extensão.

#### TRIBO CHRYSOTINI ALDRICH, NOVO STATUS

Chrysotinae Aldrich, 1896: 309. Gênero-tipo: *Chrysotus* Meigen, 1824.

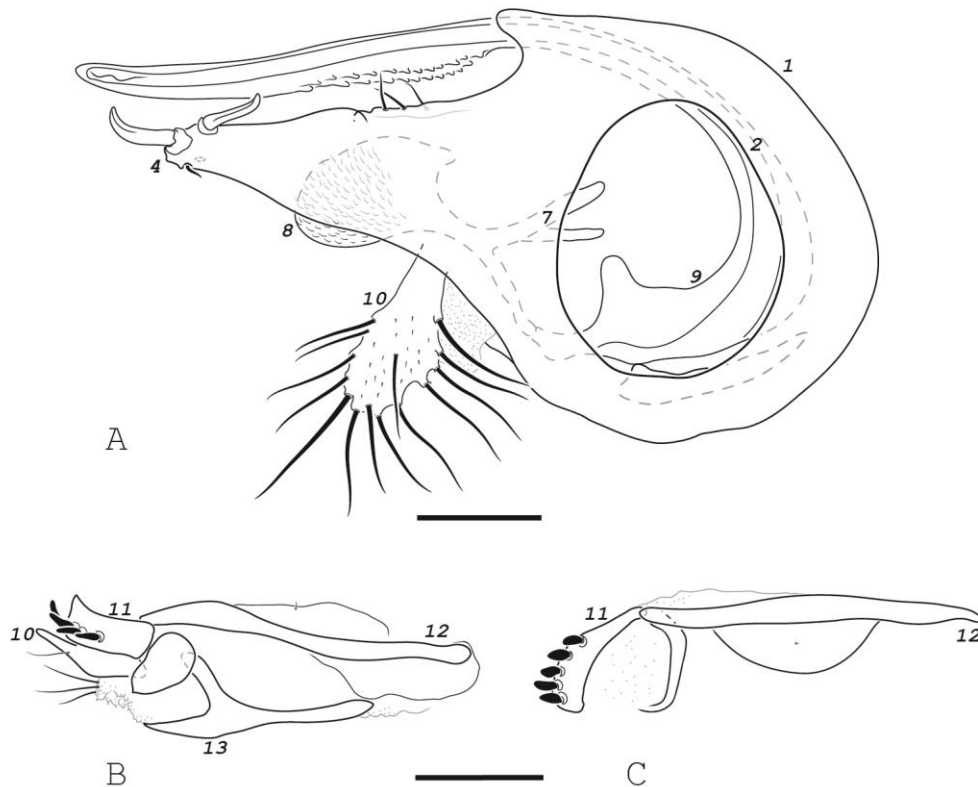
**Diagnose.** Estilo antenal inserido na face medial do pós-pedicelo (Anexo 4: A e B). Anaproepisterno nu. Veia transversal dm-cu posicionada próxima ao  $\frac{1}{2}$  de M ou além ( $CuAx > 0,2$ ); veia M forte e sem modificações conspícuas (Anexo 4: G e H). Tergito 6 dos machos pubescente (às vezes reduzidas em número e restritas à margem inferior do esclerito. Esternito 8 dos machos apenas com cerdas curtas. Hipopígio (Figs. 6-8: A): forame geralmente central; surstilo com um único lobo; ramos distais dos pós-gonitos reduzidos e recobertos com microtríquias; extremidade proximal do *phallus* com projeção curta direcionada ao centro da cápsula genital. Ovipositor: escleritos dorsais dos hemitergitos 8 arredondados; esternito 8 não alargado e deslocado ventralmente.

#### GÊNERO ACHRADOCERA BECKER

**Achradocera** Becker, 1922a: 207. Espécie-tipo: *Achradocera femoralis* Becker, designação em Robinson (1970b: 31).

**Diagnose.** Olhos com lados paralelos ou apenas levemente convergentes abaixo das antenas. Pós-pedicelo com uma constrição abrupta na base e prolongando-se em uma faixa estreita (mssc) (Anexo 4: A). Cerdas pós-oculares multisseriadas, brancas e achatadas (mssc). Fêmur posterior às vezes com cerdas fortes mediais na face anterior e tibia média às vezes excavada (mssc). Cerdas posteriores do tergito 6 dos machos curtas, não se estendendo além do ápice do abdômen. Margem posterior dorsal do epândrio redonda; lobo apicoventral do epândrio não projetado da cápsula; surstilo roliço, com 2 espinhos ventrais fortes no ápice; *phallus* estrangulado e com superfície dorsal granulosa à altura da

emissão da cápsula; ramos distais dos pós-gonitos em vista lateral deslocados ventralmente e circulares após constrição (Fig. 6: A).



**Figura 6.** A: *Achradocera tuberculata* (Van Duzee), hipopigio (lateral esquerda); B-C: *A. barbata* (Loew), ovipositor (B, lateral esquerda; C, dorsal, metade direita). (Código numérico das estruturas na seção 4.1. Escala: 0,1 mm)

#### Material examinado

*Achradocera barbata* (Loew): 3♂♂ 2♀♀ CHILE, Termas de Solá, 25.i.2011, D.S. Amorim leg. (MZSP).

*Achradocera contracta* (Van Duzee): 2♂♂ COSTA RICA, Guanacaste, Sector el Hacha, 5-17.iii.2002, D. Briceño leg.; 2♂♂ 2♀♀ idem, mas PN Santa Rosa, 27-29.vi.2001, D. Briceño leg. (INBio).

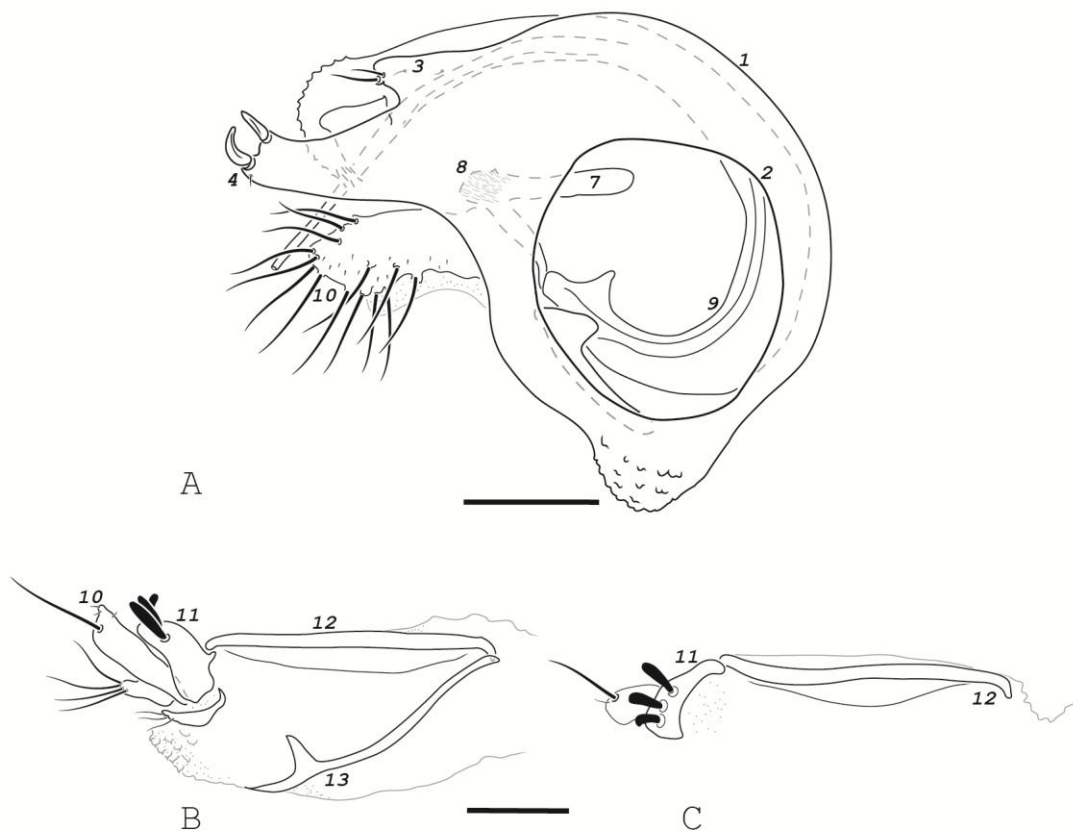
*Achradocera tuberculata* (Van Duzee): ♂ ♀ BRASIL, Santa Catarina, Florianópolis, 5.i-7.iii.2010, L.C. Pinho leg.; ♂ idem, mas Espírito Santo, Linhares, 24-27.iii.2002, C.O. Azevedo et al. leg. (MZSP).



GÊNERO *CHRYSOTUS* MEIGEN

*Chrysotus* Meigen, 1824: 40. Espécie-tipo: *Musca nigripes* Fabricius, designação em Westwood (1840: 134) (v. comentários em Foote et al. 1965, Dyte & Smith 1980, Capellari & Amorim 2012 sobre o nome válido da espécie-tipo, *Musca nigripes* Fabricius).

*Dubius* Wei, 2012: 611 (2012: 615). Espécie-tipo: *Dubius curtus* Wei, designação original. **Sinônimo novo.**



**Figura 7.** *Chrysotus laesus* (Wiedemann). A: hipopígio (lateral esquerda); B-C, ovipositor (B, lateral esquerda; C, dorsal, metade direita). (Código numérico das estruturas na seção 4.1. Escala: 0,1 mm)

**Diagnose** (baseado na linhagem do grupo-*laesus*). Olhos aproximados abaixo das antenas e geralmente obliterando a face. Pós-pedicelo reniforme ou trapezoidal. Cerdas pós-oculares unisseriadas e não achatadas. Fêmures e tíbias sem modificações conspícuas. Veia  $R_{4+5}$  reta (Anexo 4: G). Cerdas

posteriores do tergito 6 dos machos curtas, não se estendendo além do ápice do abdômen. Margem posterior dorsal do epândrio angulada; lobo apicoventral do epândrio evidente; surstilo roliço, com 1, raramente 2, espinhos ventrais curtos no ápice; extremidade distal do *phallus* com projeções em forma de aba; ramos distais dos pós-gonitos retangulares em vista lateral (Fig. 7: A).

#### Mudanças nomenclaturais

*Chrysotus africanus* (Parent), **combinação nova** [Achradocera]; *Chrysotus amoenus* (Aldrich), **combinação nova** [Diaphorus]; *Chrysotus autumnalis* (Wei), **combinação nova** [Dubius]; *Chrysotus curtus* (Wei), **combinação nova** [Dubius]; *Chrysotus flavipes* (Aldrich), **combinação nova** [Diaphorus]; *Chrysotus frontus* (Wei), **combinação nova** [Dubius]; *Chrysotus hongyaensis* (Wei), **combinação nova** [Dubius]; *Chrysotus intermedius* (Robinson), **combinação nova** [Diaphorus]; *Chrysotus succurtus* (Wei), **combinação nova** [Dubius]; *Chrysotus wulfi* (Parent), **combinação nova** [Achradocera].

#### Material examinado

*Chrysotus* sp. 1: 4♂♂ COSTA RICA, Puntarenas, PN Corcovado, 19.vi-8.vii.2003, M. Moraga et al. leg. (INBio).

*Chrysotus affinis* Loew: 2♂♂ 2♀♀ CANADÁ, Quebec, Ste-Anne-de-Bellevue, 29.v.1998, S.E. Brooks leg. (CNCI).

*Chrysotus africanus* (Parent), **combinação nova**: 5♂♂ ÁFRICA DO SUL, KwaZulu-Natal, Royal Natal Nature Reserve, 25.xi-12.xii.2005, M.B. Mostovski leg. (NMSA).

*Chrysotus aldrichi* (Van Duzee): 2♂♂ EUA, Utá, Monticello, 19.vii.1939, G.F. Knowlton & F.C. Harmston leg.; ♂ idem, mas Moab, 31.viii.1942, G.F. Knowlton leg. (CNCI).

*Chrysotus amoenus* (Aldrich), **nova combinação**: ♂ COSTA RICA, Puntarenas, RVS Golfito Golfito, 28.iv.2003, W. Porras leg.; ♂ idem, mas Guanacaste, Nosara, 15.vi.2004, M. Moraga leg.; ♀ idem, mas Limón, PN Cahuita, 15.i.2003, F. Rojas leg. (INBio).

*Chrysotus angustifrons* (Robinson): ♂HT 3♂♂PT 3♀♀PT (USNM).

*Chrysotus argentatus* Van Duzee: ♂ EUA, Iowa, Sioux City, 17.ix.1927, C.N. Ainslie leg. (CNCI).

*Chrysotus badius* Van Duzee: ♂ HT (CNCI).

*Chrysotus bellus* Van Duzee: ♂ CANADÁ, Quebec, Berthier, 19.vi.1930, J.B. Maltais leg.; ♂ idem, mas Nova Brunsvique, Tower Hill, 7.iii.1940, J.V. Clark leg. (CNCI).

*Chrysotus bellulus* Van Duzee: ♂ HT (CNCI).

*Chrysotus blepharosceles* Kowarz: 2♂♂ INGLATERRA, Torquay, Devon: 19, 25.vi.1960, J.R. Vockeroth leg.; 2♂♂ idem, mas Coulsdon Survey, 25.vii.1941, G.E. Shewell leg.; ♂ idem, mas Slindon Sx. 16.vii.1951; ♂ idem, mas Throop Dorset, 5.vii.1941, G.E. Shewell leg. (CNCI).

*Chrysotus choricus* Wheeler: 14♂♂ 31♀♀ CANADÁ, Ontário, Pr. Edward Co., 8-18.viii.1968, J.R. Vockeroth leg. (CNCI).

*Chrysotus cobaltinus* Van Duzee: ♀AL, ♂PT, ♀PT; 5♂♂ 8♀♀ EUA, Flórida, Miami, 18.v.1924, S. Graenicher leg. (CNCI).

*Chrysotus crosbyi* Van Duzee: 6♂♂ 5♀♀ EUA, Fórida, Hammock St. Pk., 17.iv.1989, J.R. Vockeroth leg.; 3♂♂ 3♀♀ idem, mas Co. Archbold Biol. Stat., iv.1989, J.R. Vockeroth leg. (CNCI).

*Chrysotus flavipes* (Aldrich), **combinação nova**: 6♂♂ ♀ BRASIL, Pará, Tucuruí, xii.2001, J.A. Rafael & J. Vidal leg. (INPA).

*Chrysotus furcatus* Robinson: série tipo. (CNCI).

*Chrysotus gramineus* (Fallén): 6♂♂, 5♀♀ ALEMANHA, Schleswig-Holstein, próximo a Preetz, 1-15.vii.1987, H. Meyer leg. (ZMUK); ♂ INGLATERRA, Hants., Chilheton Common, 6.vii.1991; ♂ idem, mas Cumbria, Winmarleigh Moss, 14.vi.1999; ♂ idem, mas Avon, Folly Farm, 6.vii.2003; ♂ idem, mas Berks. Dinton Pastures, Mortimer's Meadows, 17.vi.1993; ♀ Cumbria, London, 26.vi.1998; ♀ idem, mas Berks. Dinton Pastures, Mortimer's Meadows, 31.vii.1993 (CPPC).

*Chrysotus halteratus* Meuffels & Grootaert: 2♂♂, ♀ PAPUA-NOVA GUINÉ, Bainyik, 13-20.xii.1963, D.K. McAlpine leg.; ♀ idem, mas Kuminibus (próximo a Maprik), 17.xii.1963, D.K. McAlpine leg.; ♂ idem, mas Central P. (20km SE Port Moresby), 23.xii.1984, J.W. Ismay leg. (AMSA).

*Chrysotus hilburni* Woodley: 2♂♂ 3♀♀ BERMUDA, Paget Parish, Paget Marsh, 3.vi.1991, N.E. Woodley leg. (CNCI).

*Chrysotus hirsutus* Aldrich: 17♂♂ 12♀♀ GRANDE CAIMÃO, Georgetown, 15-30.iii.1965, J.R. McLintock leg. (CNCI).

*Chrysotus inconspicuus* Loew: 11♂♂ 5♀♀ ÁFRICA DO SUL, KwaZulu-Natal, Eshowe, 26-28.x.2007, V. Kolyada & M.B. Mostovski leg. (NMSA).

*Chrysotus intermedius* (Robinson), **combinação nova**: ♂HT (USNM).

*Chrysotus johnsoni* Van Duzee: 2♂♂MT (identificados por Van Duzee) CANADÁ, Quebec, Aylmer, 2.viii.1924, C.H. Curran leg. (CNCI).

*Chrysotus leucostoma* (Loew): 5♂♂, 7♀♀ EUA, Iowa, Sioux City, vi.1927, C.N. Ainslie leg.; ♂ 2♀♀ CANADÁ, Quebec, Abbotsford, 16.vi.1937, G. Shewell leg.; 2♂♂ idem, Abbotsford, 5, 17.viii.1936, G. Shewell leg. (CNCI).

*Chrysotus longihirtus* Van Duzee: ♂HT, ♀AT, 2♀♀PT. (CNCI).

*Chrysotus mundus* (Loew): ♂ 3♀♀ BRASIL, Minas Gerais, Cabo Verde, 11.viii-13.x.2007, Amorim et al. leg.; ♂ Mato Grosso, Ribeirão Cascalheira, 28-30.xi.2006, A. Calor, R. Silva & S. Mateus leg. (MZSP).

*Chrysotus obliquus* Loew: ♂ ♀ CANADÁ, Colúmbia Britânica, Abbotsford, 24.vi.1936, Shewell leg.; ♂ idem, mas Quebec, Hemmingford, 27.vi.1923, C.H. Curran leg. (CNCI).

*Chrysotus occidentalis* (Van Duzee): ♂ CANADÁ, Colúmbia Britânica, Vernon, 16.vii.1920. (CNCI).

*Chrysotus orichalceus* Gosseries: 11♂♂ SANTA LÚCIA, Castries, 16-26.ii.1978, S.A. Marshall leg. (CNCI).

*Chrysotus pallidipalpus* Van Duzee: 26♂♂ 11♀♀ EUA, Honolulu, Oahu, 8- 24.ix.1966, J.R. Vockeroth leg. (CNCI).

*Chrysotus pallipes* Loew: ♂ EUA, Geórgia, Pine Mnt., 12.vii.1957, J.G. Chilcott leg. (CNCI).

*Chrysotus parvulus* Van Duzee: ♂ SANTA LÚCIA, Castries, 16-26.ii.1978, S.A. Marshall leg. (CNCI).

*Chrysotus philtrum* Melander: 2♂♂PT (n°344, também etiquetados como MT, erro?); 6♂♂ EUA, Mississippi, Oxford, 19-21.viii.1981, J.R. Vockeroth leg.; 2♂♂ idem, mas Tenessi, Jackson, 22.viii.1981, J.R. Vockeroth leg.; ♂ idem, mas Pensilvânia, Lewisburg Union Co., 26.viii.1981, J.R. Vockeroth leg.; ♂ idem, mas Kentucky, Mammoth Cave National Park, 23.viii.1981, J.R. Vockeroth leg. (CNCI).

*Chrysotus qianus* Wei & Yang: 3♂♂, 2♀♀ CHINA, 6.iv.2008; ♂ idem, mas 23.ix.2007 (CDPC).

*Chrysotus quadratus* (Van Duzee): 25♂♂ 40♀♀ CANADÁ, Quebec, Sandbanks, Pr. Edward Co. 13.viii.1968, J.R. Vockeroth leg. (CNCI).

*Chrysotus sodalis* (Loew): 2♂♂ CANADÁ, Ontário, Orillia, 11, 12.vi.1925, C.H. Curran leg.; ♂ EUA, Carolina do Norte, Baleigh, 6.v.1930, C.S. Brimley leg. (CNCI).

*Chrysotus spectabilis* (Loew): 3♂♂ ♀ DOMINICA, Clarke Hall, ii-iii.1965, W.W. Wirth leg. (USNM).

*Chrysotus tarsalis* Van Duzee: 2♂♂ EUA, Mississippi, Hernando de Soto Co., 22.viii.1981, J.R. Vockeroth leg. (CNCI).

*Chrysotus tibialis* Van Duzee: ♂PT ♀PT (também etiquetados como AL; erro?). (CNCI).

*Chrysotus vividus* Loew: 2♂♂ EUA, Nova Iorque, Northampton, 24, 26.vi.1914, D.B. Young leg.; ♀ idem, mas 24.vi. (CNCI).

*Chrysotus vulgaris* Van Duzee: 2♂♂ PT (CNCI).

*Chrysotus wulfi* (Parent), **combinação nova**: 2♂♂ REPÚBLICA DEMOCRÁTICA DO CONGO, Kivu do Norte, 8-21.xii.1971, H. Falke leg.; ♂ UGANDA, Ruenzori Mountais, 16-20.iv.1972, H. Falke leg.; ♂ idem, mas Entebbe, 11.ii.1972, H. Falke leg. (CNCI).

*Chrysotus xiphostoma* Robinson: 2♂♂ SANTA LÚCIA, Black Bay, 26.ii-1.iii.1978, S.A. Marshall leg. (CNCI).

#### GÊNERO *FALBOURIA* DYTE

*Balfouria* Parent, 1933b: 74. Espécie-tipo: *Balfouria acorensis* Parent, 1933b: 75, monotipia. Pré-ocupado por *Balfouria* Crosse, 1884 [Mollusca].

***Falbouria* Dyte**, 1980: 223. Espécie-tipo: *Balfouria acorensis* Parent (automático). Nome substituto para *Balfouria* Parent.

**Diagnose.** Olhos aproximados abaixo das antenas obliterando a face. Pós-pedicelo triangular. Cerdas pós-oculares unisseriadas e não achatadas. Fêmures médio e posterior com fileira de cerdas anteriores próximas ao ápice. Veia R<sub>4+5</sub> reta (Anexo 5: figs. 2 e 3) Cerdas posteriores do tergito 6 dos machos longas, estendendo-se além do ápice do abdômen. Margem posterior dorsal do epândrio redonda; lobo apicoventral do epândrio evidente; surstilo achatado lateralmente, com 1 espinho ventral curto, em forma de gota, no ápice; superfície dorsal do *phallus* com ranhuras à altura da emersão da cápsula; ramos distais dos pós-gonitos retangulares em vista lateral (Anexo 5: figs 4 e 5).

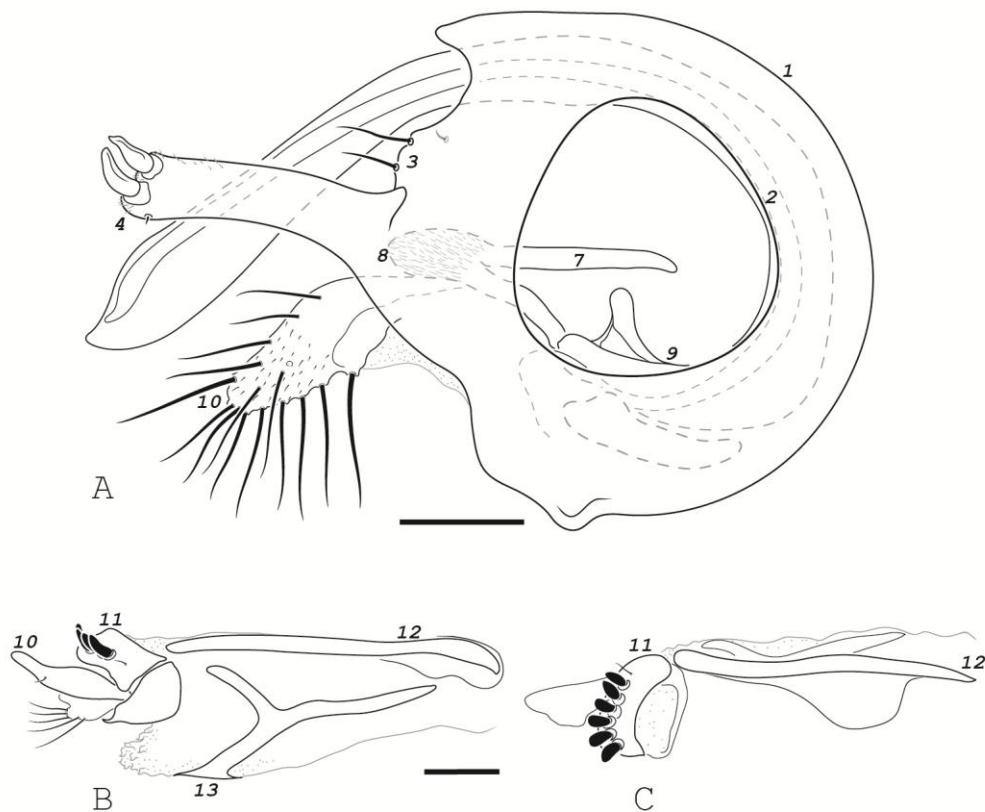
Material examinado: v. anexo 5.

#### GÊNERO *LYRONEURUS* LOEW

***Lyroneurus* Loew**, 1857b: 38. Espécie-tipo: *Lyroneurus coerulescens* Loew, designação subsequente em Robinson (1970b).

**Diagnose.** Olhos com lados paralelos abaixo das antenas. Pós-pedicelo reniforme. Cerdas pós-oculares unisseriadas e não achatadas. Fêmures e tíbias sem modificações conspícuas. Veia R<sub>4+5</sub> sinuosa na metade apical (Anexo 4: H). Cerdas posteriores do tergito 6 dos machos curtas, não se estendendo além do ápice do abdômen. Margem posterior dorsal do epândrio redonda; lobo apicoventral do epândrio evidente; surstilo roliço com 2 espinhos ventrais fortes no ápice; extremidade distal do *phallus* sem

modificações conspicuas; ramos distais dos pós-gonitos retangulares em vista lateral (Fig. 8: A).



**Figura 8.** A: *Lyroneurus annulatus* (Macquart), hipopígio (lateral esquerda); B-C: *L. coerulescens* Loew, ovipositor (B, lateral esquerda; C, dorsal, metade direita). (Código numérico das estruturas na seção 4.1. Escala: 0,1 mm)

#### Material examinado

*Lyroneurus adustus* (Wiedemann): ♂ 7♀♀ BRASIL, Minas Gerais, Cabo Verde, Cabo Verde, 7-10.ix.2006; D. S. Amorim et al. leg.; ♂ idem, mas 10-23.ix.2006; 2♂♂ idem, mas 23.ix-15.x.2006; 9♂♂ 24♀♀ idem, mas 15-19.vi.2007 (MZSP).

*Lyroneurus annulatus* (Macquart): 2♂♂ ST (MNHN). 36♂♂ 8♀♀ BRASIL, Pará, Canindé, , v.1963, B. Malkin leg. 2♂♂ idem, mas São Paulo, Itápolis, v.1947, F. Lane leg. (MZUSP).

*Lyroneurus coerulescens* Loew: 2♂♂ 2♀♀ PT (ZMHB).

*Lyroneurus simplex* Aldrich: 3♂♂ 3♀♀ ST (USNM); 5♂♂ ♀ PERU, Ucayali, Mishagua 3-11.x.1903 (SNSD).

**TRIBO DIAPHORINI SCHINER**

Diaphorini Schiner, 1864: 47. Gênero tipo: *Diaphorus* Meigen, 1824.

**Diagnose.** Estilo antenal inserido na face superior do pós-pedicelo (Anexo 4: C e D). Anaproepisterno com ao menos uma cerda. Pulvilos anterior, médio e às vezes o posterior frequentemente hipertrofiados ou com ao menos uma das garras ausentes (mssc). Veia transversal dm-cu posicionada próxima ao  $\frac{1}{2}$  de M ou além ( $CuAx > 0,2$ ); veia M forte e sem modificações conspíquas (Anexo 4 I e J). Tergito 6 dos machos sempre nu. Esternito 8 dos machos com 4-8, raramente 12, cerdas fortes sobressaindo-se das demais ao redor. Hipopígio (Figs. 9-11: A): forame próximo à margem da cápsula; surstilo com dois lobos, o dorsal geralmente menor; ramos distais dos pós-gonitos nus, geralmente com formato de ganchos; extremidade proximal do *phallus* sem projeções. Ovipositor (Figs. 9-11: B e C): escleritos dorsais dos hemitergitos 8 com forma de triângulo retângulo, a margem anterior reta; esternito 8 não alargado e deslocado ventralmente.

**GÊNERO DIAPHORUS MEIGEN**

***Diaphorus* Meigen, 1824: 32.** Espécie-tipo: *Diaphorus flavocinctus* Meigen [= *oculatus* (Fallén)], designação em Westwood (1840: 134).

*Brachypus* Meigen, 1824: 34 (citando *Brachypus coeruleocephalus*, um nome em manuscrito de Megerle).

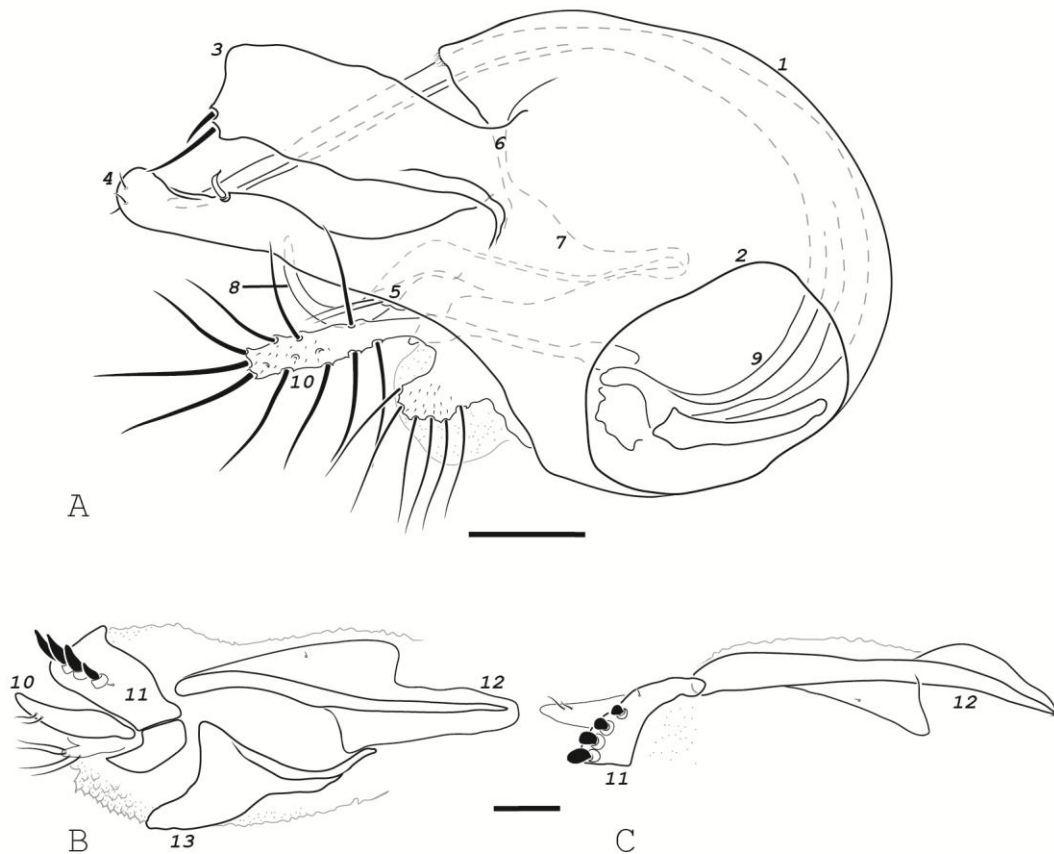
*Diaphora* Macquart, 1834: 447. Espécie-tipo *Diaphorus hoffmannseggi* Meigen [identificação errada, = *oculatus* (Fallén)], designação original.

*Melanostolus* Kowarz, 1844: 51 (1884: 107). Espécie-tipo: *Diaphorus melancholicus* Loew, designação subsequente em Kowarz (1884: 107-108).

**Sinônimo novo.**

*Munroiana* Curran, 1924: 229. Espécie-tipo: *Diaphorus brunneus* Loew, designação original. Ref.: Curran (1925, 1926).

**Diagnose** (baseada nas espécies paleárticas, incluindo *D. oculatus*). Olhos dos machos frequentemente aproximados acima das antenas e obliterando a fronte (mssc). Cerdas verticais presentes (exceto em machos holópticos). Extremidade distal do pedicelo não projetada na base do pós-pedicelo; pós-pedicelo trapezoide, raramente modificado (Anexo 4: D). Lobo apicoventral do epândrio achatado lateralmente, com duas cerdas apicais bem separadas; lobo ventral do surstilo roliço com ápice arredondado, face interna sem projeção dorsal subapical; lobo dorsal do surstilo desenvolvido, mais largo que suas cerdas (Fig 9: A).



**Figura 9.** *Diaphorus oculatus* (Fallén). A: hipopígio (lateral esquerda); B-C, ovipositor (B, lateral esquerda; C, dorsal, metade direita). (Código numérico das estruturas na seção 4.1. Escala: 0,1 mm)



### Mudanças nomenclaturais

*Diaphorus setifer* (Parent), **combinação nova** [*Chrysotus*]; *Diaphorus melancholicus* Loew, **status restaurado** [*Melanostolus*]; *Diaphorus kolomiezi* (Negrobov), **combinação nova** [*Melanostolus*]; *Diaphorus longipilosus* (Negrobov), **combinação nova** [*Melanostolus*]; *Diaphorus negrobovi* (Olejníček & Barták), **combinação nova** [*Melanostolus*]; *Diaphorus nigricilius* (Loew), **combinação nova** [*Melanostolus*, (= *Chrysotus*)]; *Diaphorus tatiana*e (Negrobov) **combinação nova** [*Melanostolus*].

#### Material examinado

*Diaphorus dasyncnemus* Loew: 2♂♂ ♀ ÁFRICA DO SUL, KwaZulu-Natal, Pongola, 20-23.v.1985, J. Manning leg.; 4♂♂ 2♀♀, idem, mas La Mercy, 6.xii.2006, M.B. Mostovski leg. (NMSA).

*Diaphorus dimiduatus* Aldrich: ♂ 2♀♀ BRASIL, Maranhão, Caxias, 28.ix.2004, F. Limeira-de-Oliveira leg. (MZSP).

*Diaphorus distinctus* Parent: 2♂♂ AUSTRÁLIA, Nova Gales do Sul, Brown Mountain, 14.xi.1976, M.A. Schneider & G. Daniels leg.; Victoria, Errinundra, 6-7.xii.1994, B.J. Sinclair leg. (AMSA).

*Diaphorus exarmatus* Parent: 2♂♂ AUSTRÁLIA, Território Federal, Mountain Stromio, 19.xi.1993, D. Yeates leg.; Tasmânia, Lemonthyme Lodge, 7.i.1992, E. & M. Schingler leg.; ♂, Austrália Ocidental, Pemberton, 30.xi.1998, B.J. Sinclair leg.; ♂, Nova Gales do Sul, Ku-ring-gai Chase, 23-30.xi.1996, D.J. Bickel leg.; ♂, Queensland, Bribie Is., 16-22.v.1998, N. Power leg. (AMSA).

*Diaphorus lateniger* Parent: ♂HT (ANIC).

*Diaphorus lavinia* Curran: 2♂♂ ♀ ÁFRICA DO SUL, KwaZulu-Natal, Pietermaritzburg, x.2008, R. Miller leg. (NMSA).

*Diaphorus ludibundus* Parent: 2♂♂ AUSTRÁLIA, Tasmânia, Melaleucca, 3.xii.1990-15.i.1991, E. Nielsen & E. Edwards leg.; ♂ idem, mas Claytons 3.xii.1990-15.i.1991, E. Nielsen & E. Edwards leg. (AMSA).

*Diaphorus mandarinus* Wiedemann: 2♂♂ ♀ BANGLADESH, Dhaka, Gazipur, 31.xii.2008-13.i.2009, N. Islam leg. (CNCI).

*Diaphorus melancholicus* Loew, **status restaurado**: ♂ BÉLGICA, Limburg, Kaulille, 30.vi.1991, M. Pollet leg. (CPMP).

*Diaphorus nigribarbatus* Parent: ♂HT (ANIC).

*Diaphorus oculatus* (Fallén): 4♂♂, 5♀♀ ALEMANHA, Schleswig-Holstein, próximo a Preetz, 1-15.vii.1987, H. Meyer leg. (ZMUK).

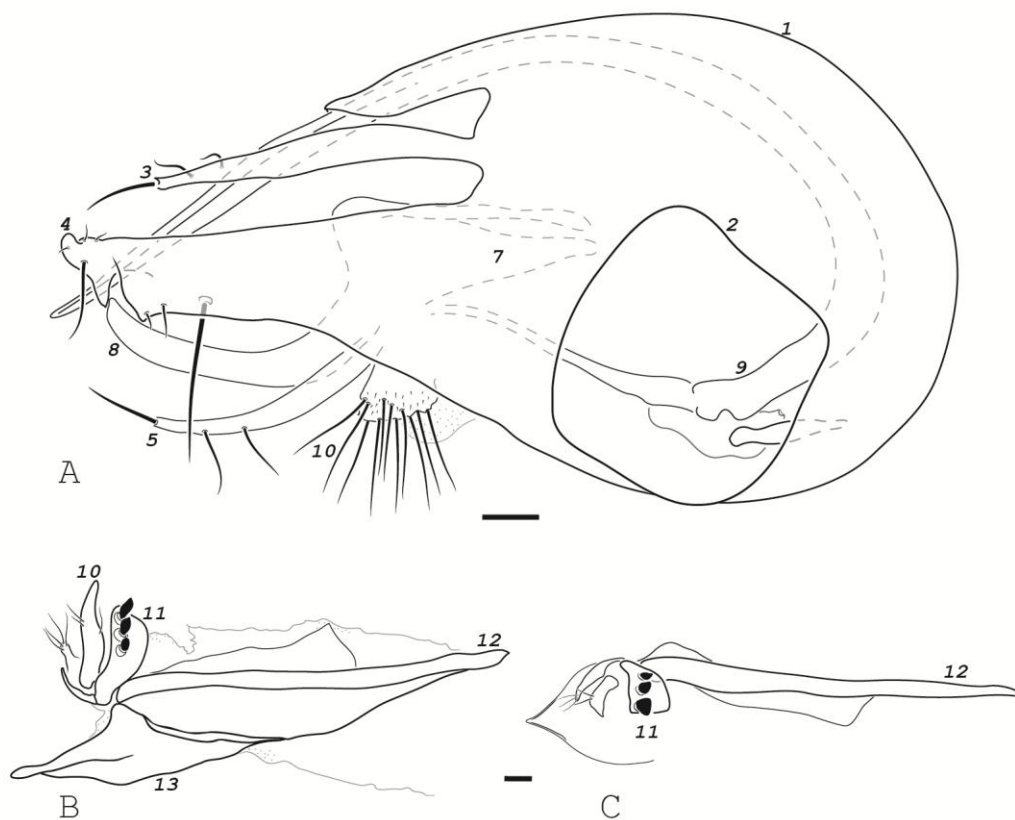
*Diaphorus plumicornis* de Meijere: 2♂♂ 2♀♀ PAPUA-NOVA GUINÉ, Bainyik, 14-20.xii.1963, D.K. McAlpine leg. (AMSA)

*Diaphorus setifer* (Parent), **combinação nova**: série tipo (ANIC). 2♂♂ AUSTRÁLIA, Tasmânia, Celery Top Is, 28-29.xi.1991, Naumann leg.; ♂ idem, Melaleucca, 3.xii.1990-15.i.1991, Nielsen & Edwards leg.; ♀ idem, 12-17.ii.1990, Naumann leg.; ♀ idem, Pelion Hut, iii.1990 (AMSA).

*Diaphorus setosus* White: 2♂♂, 2♀♀ AUSTRÁLIA, Tasmânia, Pelion Hut, 8.i-12.ii.1991. (AMSA).

#### GÊNERO *OSTENIA* HUTTON

*Ostenia* Hutton, 1901: 34. Espécie-tipo: *Ostenia robusta* Hutton, monotipia.



**Figura 10.** *Ostenia robusta* Hutton. A: hipopígio (lateral esquerda); B-C, ovipositor (B, lateral esquerda; C, dorsal, metade direita). (Código numérico das estruturas na seção 4.1. Escala: 0,1 mm)

**Diagnose.** Olhos dos machos com lados paralelos acima das antenas, não obliterando a fronte. Cerdas verticais presentes. Extremidade distal do pedicelo não projetada na base do pós-pedicelo; pós-pedicelo trapezoide. Lobo apicoventral do epândrio roliço, com uma cerda apical e outra subapical; lobo ventral do surstilo achatado lateralmente com ápice arredondado, face interna com uma projeção dorsal subapical em forma de bico; lobo dorsal do surstilo desenvolvido, mais largo que suas cerdas (Fig. 10: A).

#### Mudanças nomenclaturais

*Ostenia diversa* (Parent), **combinação nova** [*Chrysotus*].

#### Material examinado

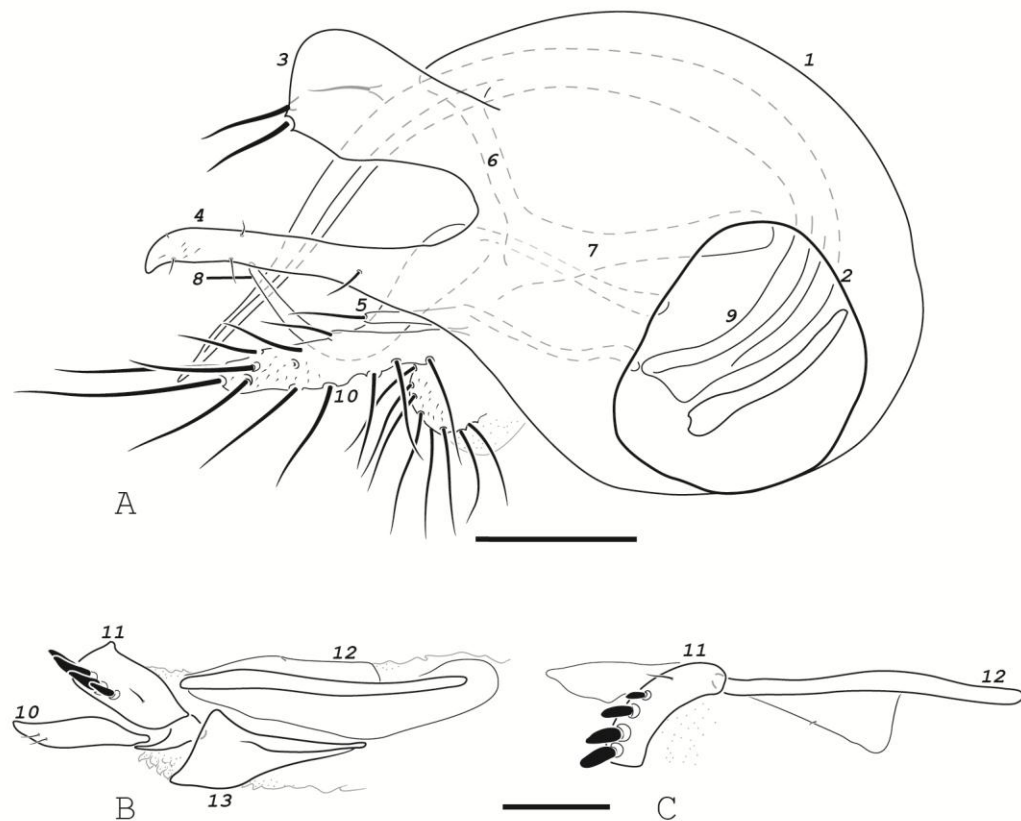
*Ostenia diversa* (Parent), **combinação nova**: ♂ NOVA ZELÂNDIA, Lake Mahinapua, 7.ii.1970, G.F. Hevel (AMSA).

*Ostenia robusta* Hutton: ♂ NOVA ZELÂNDIA, [Wanawatu-Wanganui] Maxwell, 3.ii.1995, B.J. Sinclair leg.; ♀ idem, mas Canterbury, Christchurch, 15.i.1981. (AMSA).

#### GÊNERO *TRIGONOCERA* BECKER

***Trigonocera* Becker**, 1902: 57. Espécie-tipo: *Trigonocera rivos*a Becker, monotípia.

**Diagnose.** Olhos dos machos com lados paralelos acima das antenas, não obliterando a fronte. Cerdas verticais ausentes. Extremidade distal do pedicelo projetada na base do pós-pedicelo; pós-pedicelo triangular, alongando-se anteriormente de forma gradual (Anexo 4 C). Lobo apicoventral do epândrio achatado lateralmente, com duas cerdas apicais aproximadas na borda dorsal; lobo ventral do surstilo roliço com ápice levemente torcido e terminando em uma saliência acuminada, face interna sem projeção dorsal subapical; lobo dorsal do surstilo estreito, aproximadamente da largura da sua cerda apical (Fig 11: A).



**Figura 11.** *Trigonocera munroi* (Curran). A: hipopégio (lateral esquerda); B-C, ovipositor (B, lateral esquerda; C, dorsal, metade direita). (Código numérico das estruturas na seção 4.1. Escala: 0,1 mm)

Material examinado

*Trigonocera rivos*a Becker: 2♂♂ ISRAEL, 25.vii.1983 (TAUI).

*Trigonocera munroi* (Curran): 2♂♂ ÁFRICA DO SUL, Cabo Ocidental, Cidade do Cabo, v.2000, T. Maggs leg.; 3♂♂ ♀ idem, mas UKZN Ukulinga Res. Frm., 7-13.iii.1986, R.M. Miller leg. (NMSA).

*Trigonocera* aff. *rivos*a Becker: 2♂♂ ♀ MADAGASCAR, Diego Suarez, 8km S de Remena, 23-27.i.2001, M.E. Irwin *et al.* leg. (AMSA).

*Trigonocera lucidiventris* Becker: 2♂♂ LAOS, Louangphrabang, 5km O de Ban Song Cha, 24.iv-16.v.1999, Vit Kubán leg. (MMBC).

### 5.2.3. Gêneros excluídos de Diaphorinae

Baseado nos resultados da análise cladística, os gêneros elencados abaixo foram excluídos de Diaphorinae. Parte deles é tradicionalmente incluído na subfamília pela maioria dos catálogos (e.g., Yang et al. 2006), ao passo que os restantes foram tentativamente referidos como parte de Diaphorinae ao menos uma vez na literatura (Grichanov 1998a, b, c, Grichanov & Mostovski 2009). Para maiores detalhes, consultar a seção "Análise Cladística" acima.

#### GÊNERO *ACROPSILUS* MIK

***Acropsilus* Mik**, 1878: 6. Espécie-tipo: *Chrysotus niger* Loew, monotipia.

*Campsicnemoides* Curran, 1927: 184. Espécie-tipo: *Campsicnemoides vorax* Curran, monotipia. Ref.: Grichanov & Mostovski (2009).

#### Material examinado

*Acropsilus albitibia* Bickel: ♂ AUSTRÁLIA, Queensland, Little Cooper Creek, 14.iv.1994, D.J. Bickel leg.; ♀ PAPUA-NOVA GUINÉ, Aroana, Aroa, 2.xii.1963, D.K. McAlpine leg. (AMSA).

*Acropsilus protractus* Robinson: 3♂♂ AUSTRÁLIA, Queensland, O'Connell River, 7.iv.1994, D.J. Bickel leg.; 2♀♀ idem, mas Território do Norte, Berry Springs, 9-11.i.1992, D.J. Bickel leg. (AMSA).

#### GÊNERO *ARGYRA* MACQUART

*Porphyrops* Meigen, 1824: 45. Espécie-tipo: *Musca diaphana* Fabricius, designação em Curtis (1835: pr. 541). Solicitação ao C.I.N.Z. em favor do sinônimo-júnior *Argyra* apresentada por Evenhuis et al. (2012).

***Argyra* Macquart**, 1834: 456. Espécie-tipo: *Musca diaphana* Fabricius, designação em Rondani (1856: 141).

*Leucostola* Loew, 1857a: 39. Espécie-tipo: *Dolichopus vestitus* Wiedemann, monotipia. Ref.: Bigot (1890)

*Lasiargyra* Mik, 1878: 5. Nome indisponível (sem designação de espécie-tipo), usado como subgênero de *Argyra* ou gênero separado. Ref.: Sinclair *et al.* 2008, C.E. Dyte (manuscrito não publicado).

Material examinado

*Argyra* sp. 1: 5♂♂ 2♀♀ BRASIL, Amazonas, Santa Izabel, 11-13.x.1990, J.A. Rafael leg. (INPA).

*Argyra* sp. 2: 3♂♂ 2♀♀ BRASIL, São Paulo, Ubatuba, 21.ii.2002, N. Periotto *et al.* leg. (MZSP).

*Argyra diaphana* (Fabricius): 5♂♂ 5♀♀ ALEMANHA, Schleswig-Holstein, próximo a Flensburg, 12-19.v.1999, H. Meyer leg. (ZMUK).

*Argyra robusta* Johnson: 2♂♂ ♀ CANADÁ, Quebec, Gatineau, 4-6.vi.1923, C.H. Curran leg. (CNCI).

*Argyra albicans* Loew: 2♂♂ CANADÁ, Quebec, Gatineau, 4, 13.vi.1923, C.H. Curran leg.; ♀ *idem*, mas Ontário, Severn, 3.vii.1926 (CNCI).

GÊNERO *DACTYLONOTUS* PARENT

***Dactylonotus* Parent**, 1934: 136. Espécie-tipo: *Dactylonotus grandicornis* Parent, monotipia.

Material examinado

*Dactylonotus grandicornis* Parent: 8♂♂ 5♀♀ ÁFRICA DO SUL, KwaZulu-Natal, Eshowe, 23.ii-20.iv.2007 V. Kolyada & M. Mostovski leg.; 3♂♂ *idem*, mas Giant's Castle Reserve, 8-10.xii.2004, M.B. Mostovski leg. (NMSA).

GÊNERO *KEIROSOMA* VAN DUZEE

***Keirosoma* Van Duzee**, 1929: 24. Espécie-tipo *Keirosoma albicinctum* Van Duzee, designação original.

Material examinado

*Keirosoma albicinctum* Van Duzee: ♂ GRANDE CAIMÃO, Georgetown, 15-30.iii.1965, J.R. McLintock leg.; ♂ PANAMÁ, Ilha Barro Colorado, 29-30.vii.1969, R.D. Akre leg.; ♀ COLÔMBIA, Chocó, Rio Atrato, 21.xi.???? (AMSA).

#### GÊNERO *NURTERIA* DYTE & SMITH

*Turneria* Parent, 1934: 127. Pré-ocupado por *Turneria* Forel (1885) (mas também indisponível: gênero proposto depois de 1930 sem designação de espécie-tipo entre as duas espécies inclusas).

**Nurteria Dyte & Smith**, 1980: 461. Espécie-tipo: *Turneria capensis* Parent, designação subsequente. Nome substituto para *Turneria* Parent.

#### Material examinado

*Nurteria* sp. 1: 3♂♂ 3♀♀ ÁFRICA DO SUL, KwaZulu-Natal, Giant's Castle Reserve, 18.x.1971, B.R. Stuckenberg & M.E. Irwin leg.; 5♂♂ 4♀♀ idem, mas Pietermaritzburg, 27.viii.2008, R.M. Miller leg. (NMSA).

*Nurteria bicolor* Parent: ♂ ÁFRICA DO SUL, KwaZulu-Natal, Pietermaritzburg, 24.xii.2003-14.i.2004, M.B. Mostovski leg. (NMSA); ♂ ♀[?] idem, mas Estado Livre, Platberg, 5.iii.2002, M. Stiller & J. Plessis leg. (PPRI); 2♂♂ ♀ idem, mas Transvaal, Entabeni Forestry Station, 15.i.1974, B.R. Stuckenberg leg. (NMSA).

#### GÊNERO *PHASMAPHLEPS* BICKEL

**Phasmaphleps Bickel**, 2005: 21. Espécie-tipo: *Phasmaphleps pacifica* Bickel, designação original.

#### Material examinado

*Phasmaphleps pacifica* Bickel: 2♂♂ SAMOA, Tutuila, Pago Pago, iii.1971, i.1980; 1♀ idem, 29.vi.1964. ♂ FIJI, Vanua Levu, ~1Km W of Savusavu, 25-28.1.2006, S.D. Gaimari leg. (BPBM).

#### GÊNERO *SOMILLUS* BRÈTHES

**Somillus Brèthes**, 1924: 110. Espécie-tipo: *Somillus melanosoma* Brèthes, monotípia.

*Ionthadophrys* Van Duzee, 1930: 20. Espécie-tipo: *Ionthadophrys longihirtus* Van Duzee, designação original. Ref.: Robinson (1975).

*Pseudargyra* Van Duzee, 1930: 31. Espécie-tipo: *Pseudargyra cornuta* Van Duzee, designação original. Ref.: Bickel (2009).

Material examinado

*Somillus melanosoma* Brèthes: 5♂♂ 4♀♀ CHILE, Dalcahue, Ilha Chiloé, i.1962, L.E. Peña leg. (MZSP).

*Somillus* sp. 1: 2♂♂ ♀ CHILE, Los Lagos, Ilha Chiloé, PN Chiloé, 11-12.xii.2002, L. Masner leg. (CNCI).

*Somillus magnicornis* (Van Duzee): 2♂♂ 2♀♀ CHILE, Región IX, PN Nahuelbuta, 8-9.ii.2005 (CNCI)

*Somillus tarsalis* (Van Duzee): ♂ CHILE, Osorno, PN Puyehue, 18-24.xii.1982, A. Newton & M. Thayer leg. (CNCI).

"*Pseudargyra*" sp. 1: 2♂♂ 2♀♀ CHILE, Curicó, Curicó, i.1964, L. Peña leg. (CNCI).

"*Pseudargyra*" sp. 2: 2♂♂ ♀ GUIANA, Distrito 8, Montanha Wokomung, 2-8.xi.2004, B. Hubley leg. (CNCI).

GÊNERO *SYMBOLIA* BECKER

***Symbolia* Becker**, 1922a: 210. Espécie-tipo: *Symbolia ochracea* Becker, monotipia.

*Cyrtosymbolia* Parent, 1931: 10. Espécie-tipo *Cyrtosymbolia sinuosa* Parent, monotipia. Ref.: Robinson (1966).

Material examinado

*Symbolia* sp. 1: 3♂♂ BRASIL, Amazonas, Manaus, Reserva km 41, 7-8.vii.2004, R. Querino leg., 3♂ idem, mas 16-18.iii.2005; ♀ idem, mas 16-17.ii.2005 (INPA).

*Symbolia loewi* Aldrich: 2♂♂ BRASIL, Amazonas, Barcelos, viii.2008, A. Silva & R. Machado leg.; 2♂♂ idem, mas Manaus, 2.ix.1993, J.F. Vidal leg., 19-26.viii.1988, M. Castilho & J.E. Binda leg.

*Symbolia* aff. *latifacies* Robinson: 2♂♂ BRASIL, Amazonas, São Gabriel da Cachoeira, 28.ix-6.x.1990, J.A. Rafael & J. Vidal leg.



*Symbolia* aff. *longihirta* Robinson: 2♂♂ BRASIL, Amazonas, Manaus, x.2003, A. Henriques et al. leg., 27.vii.1989, Y. Camara & J.E. Binda leg.; 2♂♂ idem, mas AM 010 Km 81, 26.iv, 10.v.1991, L.P. Albuquerque & J.E. Binda leg.

*Symbolia costaricensis* Robinson: 8♂♂ 6♀♀ COSTA RICA, San Isidro de Peñas Blancas, Centro Soltis, 13-18. Viii.2010, D.C. Ament leg.

*Symbolia aldrichi* Robinson: 4♂♂ 5♀♀ BRASIL, São Paulo, Ribeirão Grande, 10-16.xii.2000, M.T. Tavares et al. leg. (MZSP).

*Symbolia maculata* Robinson: 6♂♂ 3♀♀ BRASIL, Paraná, Curitiba, 30.xii.1978-27.i.1979, A.F. Yamamoto leg. (MZSP).

#### GÊNERO *TERPSIMYIA* DYTE

*Hadroscelus* Becker, 1922b: 113. Espécie-tipo: *Hadroscelus semicinctus* Becker. Pré-ocupado por *Hadroscelus* Quendenfeldt, 1885.

***Terpsimya* Dyte**, 1975: 257. Espécie-tipo: *Hadroscelus semicinctus* Becker (automático). Nome substituto para *Hadroscelus* Becker.

Material examinado

*Terpsimya semicincta* (Becker): ♂HT, ♂♀PT (ZMHB).

#### GÊNERO *URODOLICHUS* LAMB

***Urodolichus* Lamb**, 1922: 394. Espécie-tipo: *Urodolichus porphyropoides* Lamb, designação original.

*Ounyana* Hollis, 1964: 228. Espécie-tipo: *Ounyana keiseri* Hollis, designação original. Ref.: Dyte (1975).

*Mischopyga* Grootaert & Meuffels, 1990: 196. Espécie-tipo: *Mischopyga artificies* Grootaert & Meuffels, designação original. Ref.: Meuffels & Grootaert (2009).

Material examinado

*Urodolichus caudatus* Lamb: ♂ FILIPINAS, Palo, Leyte, 10.xii.1945; ♀ SEICHELES, Mahe, 1922 (CASC).

## 6. Considerações finais

Historicamente, o tratamento taxonômico de Dolichopodidae foi focado na descrição de novas espécies, impulsionado pela fantástica diversidade da família, com alguma limitação na construção de um sistema em que essas espécies estivessem acomodadas em grupos naturais ou, em uma linguagem filogenética, monofiléticos. Isso se reflete, assim, em um conhecimento relativamente parco a respeito das relações entre subfamílias e gêneros, além de poucos caracteres morfológicos discutidos na literatura relevantes o suficiente para resolver as relações entre subfamílias (Lim *et al.* 2010). Nesse contexto, a averiguação dos limites e a composição de Diaphorinae remetem a um problema mais amplo que envolve o sistema dos Dolichopodidae como um todo. Não foi surpreendente, portanto, a constatação de que Diaphorinae, na maneira como tradicionalmente tem sido definido, seja um grupo merofilético: assim como Hydrophorinae, Rhapsiinae e Sympycninae, os Diaphorinae correspondem a um grupo mal delimitado ao qual foram atribuídos diversos gêneros não diretamente relacionados, parte dos quais não se enquadrava nas outras subfamílias mais bem definidas. Parte dos resultados aqui obtidos, desse modo, expõe claramente essa situação, com consequências importantes para a delimitação adequada também de Rhapsiinae e de Sympycninae (incluindo Plagioneurinae).

Embora o objetivo inicial deste estudo tenha sido estudar as relações de parentesco entre os gêneros de Diaphorinae, era evidente desde o princípio que a determinação do monofiletismo da subfamília era um ponto fundamental, estabelecendo, portanto, quais gêneros pertenceriam de fato a Diaphorinae. Isso implicou, como é indispensável nesses casos, em uma amostragem taxonômica ampla o suficiente para que a hipótese de monofiletismo (ou de merofiletismo) da subfamília pudesse ser averiguada. Nesse aspecto, é possível dizer que o estudo foi bem-sucedido, refletindo-se no reconhecimento de grupos de gêneros (tratados como tribos) dentro da subfamília.

Estudos posteriores, entretanto, deverão focar o reconhecimento do grupo-irmão de Diaphorinae. A resposta a essa questão depende de uma amostragem mais ampla de subfamílias e de gêneros, que está além do escopo deste estudo. É interessante observar que a resposta à pergunta sobre as relações entre as subfamílias nesse nível da evolução de

Dolichopodidae permitirá compreender melhor a evolução de caracteres relevantes, como a heterogeneidade das cerdas do esternito 8 em machos, a retração do hipopígio à condição encapsulada e a homologia e evolução de apêndices hipopigiais (e.g., surstilos e pós-gonitos). O estabelecimento do grupo-irmão de Diaphorinae será também terá impacto na robustez das hipóteses de relações próximas à base da subfamília, a fim de que os caracteres do grupo sejam adequadamente polarizados. O estudo mais aprofundado das relações entre os gêneros de Diaphorinae também é especialmente necessário para resolver os problemas taxonômicos de *Chrysotus*, *Diaphorus* e seus gêneros correlatos, em que o reconhecimento de grupos de espécies é de grande utilidade.

Este estudo demonstrou ser possível conseguir resultados interessantes sobre a relação entre gêneros e entre subfamílias com o uso de relativamente limitado de caracteres, com 77 caracteres para 67 táxons terminais. Em outras palavras, a robustez das hipóteses de séries de transformação (isto é, com as hipóteses implícitas de homologia primária e de codificação de estados) gera sinal filogenético com congruência interna melhor que grandes números de caracteres com codificação duvidosa, alta plasticidade e, às vezes, limitações quanto à própria proposição inicial de homologia primária das condições.

Além disso, vale comentar que caracteres de ovipositor são quase sempre negligenciados na literatura taxonômica em Dolichopodidae. Embora sejam relativamente conservados dentro de pequenos grupos, eles se mostraram muito úteis na delimitação de grupos mais abrangentes, como gêneros e grupos supra-genéricos. Ainda que mais bem estudados que os de ovipositor, caracteres hipopigiais também são pouco documentados na literatura de modo comparativo em uma escala mais ampla (e.g., Buchmann 1961, Ulrich 1974, 1977, 1983), mas um grande número de características ainda pode ser explorado, como demonstrado pelo presente estudo (com cerca de 40% dos caracteres levantados).

Novos projetos envolvendo os Diaphorinae deverão ter um foco em uma amostragem mais ampla de espécies, em especial nos grandes gêneros, a fim de que certos problemas possam ser abordados de uma mais consistente. Essa é uma das principais dificuldades enfrentadas pelo presente estudo. Para gêneros muito diversos e de distribuição cosmopolita, como *Chrysotus* e *Diaphorus*, o conhecimento sobre a morfologia do gênero como um todo, incluindo espécies de todas as regiões biogeográficas, é necessário para reconhecer linhagens distintas. Estudos geograficamente limitados certamente impõem limites à

confiabilidade das conclusões propostas. Por outro lado, para gêneros monotípicos ou conhecidos de poucas espécies de uma única região biogeográfica, como *Falbouria* e *Ostenia*, a lacuna na amostragem de uma única espécie é comprometedor. Uma maior disponibilidade de material permitirá explorar caracteres cuja observação pode implicar alguma destruição aos exemplares (como de morfologia interna e que requerem dissecação). Nessas situações, é inquestionável o benefício trazido pelo consórcio entre pesquisadores ou acesso a material cuja disponibilidade é restrita. A abordagem do problema de Diaphorinae, tanto da relação entre seus gêneros como com as demais subfamílias, deverá contornar essas dificuldades.

## 7. Agradecimentos

Embora esta tese não descreva a história do doutoramento, ela simboliza o final desse ciclo muito importante em minha vida e ao qual sou grato por ter vivenciado. Gostaria que esse símbolo fosse visto como uma pequena homenagem aos meus avós, a quem dedico este trabalho. A rica herança de aprendizados que ofereceram a meus pais chegou até mim e penso que o modo mais genuíno de agradecer é mantê-los vivos para sempre. A imagem deles e do que fizeram é talvez a mais rica parte daquela herança: quando me lembro de meus pais e avós, lembro-me do bem que me fizeram e que esse sentimento deve viver. Que seja um contínuo agradecimento viver segundo as boas coisas que me ensinaram - para que eles também continuem vivendo com isso.

Aos avós Berto e a Lena, essas duas pessoas tão incomuns que amorosamente depuraram seus próprios aprendizados e de seus pais e me entregaram. Sou grato pelo incondicional apoio que é natural dos pais. E aos tios Fausto e Lê pelo companheirismo nunca vacilante dos irmãos mais velhos.

Às pessoas do Laboratório de Morfologia e Evolução de Diptera, agradeço em especial ao professor Dalton de Souza a orientação que sempre extrapolou a taxonomia, e à avó Maria I. Protti, cuidadora sigilosa de todos e preciosíssima amiga. Aos camaradas, braquíceros ou não: Caleb Califre, Charles M. Dias, Danilo César, Diego Aguilar, Diego Sasso, Gabriela Pirani, Guilherme Cunha, Paula Raile, Rafaela Lopes, Sarah Siqueira. Aos bem-vindos agregados ao laboratório: Eduardo Andrade, João P. Basso, Mateus Henrique, Nelson Papavero, Vera Cristina.

Ao Departamento de Biologia e ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia desta faculdade: Caique da Silva, Carlos A. Almada, César Pereira, Denise Aparecida, Juliano Oliveira, Maria Fabiana, Maria Inês, Miriam Cristina, Renata A. de Andrade, Taimara Luzitano, Vera Cassia.

A todos os curadores mencionados na seção 3. Agradeço em especial ao professor Carlos J. Einicker (e sua técnica Camila Fernandes) o suporte em questões de materiais. A todos os pesquisadores em taxonomia de dolicopódidos que em algum momento dividiram sua experiência comigo, em especial Dan Bickel, com quem tive diálogos muito proveitosos em Sidnei.

Agradeço especialmente à minha mulher, mãe e companheira Juliana. Sem ela as situações seriam mais difíceis e eu seria menos. Mesmo com todas as imperfeições naturais às circunstâncias do mundo, o seu amor e sua dedicação são os mais perfeitos. Agradeço por ela ter acontecido e continuar acontecendo em minha vida.

À mais nova e importante causa das minhas coisas: por causa de seu sorriso, Francisco.

Este estudo foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (processo 2008/58224-3).

## 8. Literatura citada

ALDRICH, J.M. 1896. Dolichopodidae. Pp. 309-345, pls. 11,12, figs. 101-119 *in*: Williston, S.W. (ed.), *On the Diptera of St. Vincent (West Indies)*. **Transactions of the Entomological Society of London, 1896**.

ALDRICH, J.M. 1901. Dolichopodidae. Pp. 333-366 *in*: Godman, F.D. & Salvin, O. (eds.). **Biologia Centrali-Americana. Zoologia - Insecta - Diptera** 1. Londres. 378 pp.

ALDRICH, J.M. 1902. Dolichopodidae of Grenada. **Kansas University Science Bulletin** 1: 75-95.

AMENT, D.C. 2012. The problem with hierarchical non-applicable multistate characters: an overview and a new approach to contingent coding. **Livro de resumos da X Reuni3n argentina de Cladística y Biogeografía, XRACB 2012**: 23.

AMORIM, D. S. 1997. **Elementos Básicos de Sistemática Filogenética**. Holos Editora. Ribeirão Preto. 294 pp.

BECKER, T. 1902-1903. Ägyptische Dipteren. **Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin** 2(2): 1-66.

BECKER, T. 1917-18. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Paläarktischen Region. **Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldinisch-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum** 102 (1917): 113-361; 103 (1918): 203-315; 104 (1918): 35-214.

BECKER, T. 1922a. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. B. Nearktische und neotropische Region. **Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien** 13(1): 1-394.

BECKER, T. 1922b. Dipterologische Studien. Dolichopodidae der indo-Australische Region. **Capita Zoologica** 1(4): 1-247.

BECKER, T. 1923. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. D. Aethiopische Region. **Entomologische Mitteilungen** 12(1): 1-50.

BERNASCONI, M.V., POLLET, M. & WARD, P.I. 2007. Molecular systematics of Dolichopodidae (Diptera) inferred from COI and 12S rDNA gene sequences based on European exemplars. **Invertebrate Systematics** 21: 453-470.

- BICKEL, D.J. 1985. A revision of the Nearctic *Medetera* (Diptera: Dolichopodidae). **United States Department of Agriculture Technical Bulletin** 1692: 1-109.
- BICKEL, D.J. 1986. Australian species of *Systemus* (Diptera: Dolichopodidae). **Records of the Australian Museum** 38: 263-270.
- BICKEL, D.J. 1987. Babindellinae, a new subfamily of Dolichopodidae (Diptera) from Australia, with a discussion of symmetry in the dipteran male postabdomen. **Entomologica Scandinavica** 18: 97-103.
- BICKEL, D.J. 1991. Sciapodinae, Medeterinae (Insecta: Diptera) with a generic review of the Dolichopodidae. **Fauna of New Zealand / Ko te Aitanga Pepeke o Aotearoa** 23. 74 pp.
- BICKEL, D.J. 1994. The Australian Sciapodinae (Diptera: Dolichopodidae), with a review of the Oriental and Australasian faunas, and a world conspectus of the subfamily. **Records of the Australian Museum Supplement** 21. 394pp.
- BICKEL, D.J. 1996. Australian *Asyndetus* Loew and *Cryptophleps* Lichtwardt (Diptera: Dolichopodidae), with notes on the Oriental and Western Pacific Faunas. **Invertebrate Taxonomy** 10: 1151-1170.
- BICKEL, D.J. 1997. Is the parthenogenetic Hawaiian fly *Diaphorus parthenus* (Hardy & Kohn) an Australian stowaway? Records of the Hawaiian Biological Survey for 1996- Part 2: Notes. **Bishop Museum Occasional Papers** 49: 32-37.
- BICKEL, D.J. 1999. Australian Sympycninae II: *Syntormon* Loew and *Nothorhaphium*, gen. nov., with a treatment of the Western Pacific fauna, and notes on the subfamily Rhapsiinae and *Dactylonotus* Parent (Diptera: Dolichopodidae). **Invertebrate Taxonomy** 13: 179-206.
- BICKEL, D.J. 2000. New World *Achradocera* in Hawai'i, Tonga, and French Polynesia, with discussion of the genus (Diptera: Dolichopodidae). **Bishop Museum Occasional Papers** 64: 14-20.
- BICKEL, D.J. 2005. A new genus *Phasmaphleps*, and new species of *Cryptophleps* Lichtwardt from the western pacific, with notes on Australasian Diaphorinae (Diptera: Dolichopodidae). **Bishop Museum Occasional Papers** 84: 17-34.
- BICKEL, D.J. 2009. Dolichopodidae (long-legged flies). Pp. 671-694 in: Brown, B.V., Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M., Woodley, N.E. &

Zumbado, M.A. (eds.). **Manual of Central American Diptera, Volume 1**. NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada.

BICKEL, D.J. 2012. Parallel evolution in the Patagonian *Pinacocerus* and Australian *Yumbera* (Diptera: Dolichopodidae: Sympycninae), with the description of new species. **Canadian Entomologist** 144: 52-61.

BICKEL, D.J. & DYTE, C.E. 1989. Family Dolichopodidae. Pp. 393-418 in Evenhuis, N.L. (ed.) **Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions**. Honolulu: Bishop Museum Press. 1155 pp.

BIGOT, J.M.F. 1890. Diptères nouveaux ou peu connus. 36<sup>e</sup> partie. XLV: Dolichopodi. **Annales de la Société Entomologique de France** 10(6): 261-296.

BRÈTHES, J. 1924. Sur quelques diptères chiliens. **Revista Chilena de Historia Natural** 28: 104-111.

BROOKS, S.E. 2005a. **Characteristics and Natural History of Dolichopodidae** s. str. Disponível em <http://www.nadsdiptera.org/Doid/Dolichar/Dolichar.htm> Acesso em Junho de 2006.

BROOKS, S.E. 2005b. **Higher classification and phylogeny of Dolichopodidae**. Disponível em [www.nads-diptera.org/doid/doliclass/doliclass.htm](http://www.nads-diptera.org/doid/doliclass/doliclass.htm). Acesso em Junho de 2006.

BROOKS, S. E. 2005c. Systematics and phylogeny of Dolichopodinae (Diptera: Dolichopodidae) **Zootaxa** 857: 1-158.

BROOKS, S.E. & ULRICH, H. 2012. *Microphorella similis* sp. nov. from Switzerland, a close relative of the type species, *M. praecox* (Loew) (Diptera: Dolichopodidae: Parathalassiinae). **Zootaxa** 3489: 45-57.

BUCHMANN, W. 1961. Die Genitalanhänge mitteleuropäischer Dolichopodiden. **Zoologica** 110: 1-51.

CAPELLARI, R.S. & AMORIM, D.S. 2010. Re-description and new combination of five New World species of *Chrysotus* Meigen, with comments on the Neotropical genus *Lyroneurus* Loew (Diptera: Dolichopodidae). **Zootaxa** 2520: 49-65.

CAPELLARI, R.S. & AMORIM, D.S. 2012. Systematic position of the monotypic Azorean genus *Falbouria* Dyte with notes on the definition of *Chrysotus* Meigen (Diptera: Dolichopodidae). **Zootaxa** 3489: 81-88.

- CAPELLARI, R.S. & GRICHANOV, I.Ya. 2012. Review of the Afrotropical genus *Aphasmaphleps* Grichanov (Diptera: Dolichopodidae). **African Invertebrates** 53: 35-46.
- CHVÁLA, M. 1981. Classification and Phylogeny of Empididae, with a presumed origin of the Dolichopodidae (Diptera). **Entomologica scandinavica Supplement** 15: 225-236.
- CHVÁLA, M. 1983. The Empidoidea of Fennoscandia and Denmark. II. General Part. The families Hybotidae, Atelestidae and Microphoridae. **Fauna Entomologica Scandinavica** 12: 1-279.
- CHVÁLA, M. 1986. Revision of the Palaearctic Microphoridae (Diptera) 1: *Microphor* Macq. **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 83: 432-454.
- CHVÁLA, M. 1987. Revision of the Palaearctic Microphoridae (Diptera) 2: *Schistostoma* Beck. **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 85: 352-372.
- CHVÁLA, M. 1988. Revision of the Palaearctic Microphoridae (Diptera) 3: Parathalassinae (*Parathalassius* Mik and *Microphorella* Becker) **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 83: 432-454.
- COLLESS, D.H. 1963. An Australian species of *Microphorella* (Diptera: Empididae), with notes on the phylogenetic significance of the genus. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales** 88: 320-323.
- COLLINS, K.P. & WIEGMANN, B.M. 2002. Phylogenetic relationships and placement of the Empidoidea (Diptera: Brachycera) based on 28S rDNA and EF-1 $\alpha$  sequences. **Insects Systematics and Evolution** 33: 421-444.
- COQUILLET, D.W. 1910. The type-species of the North American genera of Diptera. **Proceedings of the United States National Museum** 37: 499-647.
- CREGAN, M.B. 1941. Generic relationships of the Dolichopodidae (Diptera) based on a study of mouth parts. **Illinois Biological Monographs** 18(1): 1-68.
- CROSSE, H. 1884. Faune malacologique terrestre et fluviatile des îles de Socotra et d'Abd-el-Goury. **Journal de Conchyliologie** 32: 341-375.
- CUMMING, J.M. 1992. Lactic acid as an agent for macerating Diptera specimens. **Fly Times** 8: 7.
- CUMMING, J.M. & BROOKS, S.E. 2002. *Electrophorella*, a new genus of parathalassine flies from Baltic amber, with a cladistics analysis of



the Microphorinae + Dolichopodidae lineage (Diptera: Empidoidea). **Studia Dipterologica** 9(1): 41-54.

CUMMING, J.M. & BROOKS, S.E. 2011. The New World genera of Parathalassiinae (Diptera: Empidoidea: Dolichopodidae s.l.), with new species of *Thalassophorus* and *Eothalassius*. **The Canadian Entomologist** 143: 423-446.

CUMMING, J.M. & BROOKS, S.E. 2012. The *Microphorella chillcotti* species group: a distinctive lineage of parathalassiine flies from western North America (Diptera: Empidoidea: Dolichopodidae s.l.). **The Canadian Entomologist** 144: 108-121.

CUMMING, J.M., SINCLAIR, B.J. & WOOD, D.M. 1995. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera-Eremoneura. **Entomologica Scandinavica** 26:120-51.

CURRAN, C.H. 1924. The Dolichopodidae of South Africa. **Annals of the Transvaal Museum** 10: 212-232.

CURRAN, C.H. 1925. Records of Dolichopodidae from the Belgian Congo, with descriptions of new species. **Revue zoologique africaine**. 13(2): 103-122.

CURRAN, C.H. 1926. The Dolichopodid genus *Diaphorus* in South Africa. **Annals of the Transvaal Museum** 11(4): 264-267.

CURRAN, C.H. 1927. Records and description of South African Diptera with notes on two Wiedemann types. **Annals of the Transvaal Museum** 12: 181-185.

CURTIS, J. 1835. **British entomology: being illustrations and descriptions of the genera of insects found in Great Britain and Ireland: containing coloured figures from nature of the most rare and beautiful species, and in many instances of the plants upon which they are found**. Vol. 12, pls. 530-577. London.

CZERNY, L. & STROBL, G. 1909. Spanische Dipteren. III. Beitrag. **Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien** 59(6): 121-310.

DYTE, C.E. 1975. Family Dolichopodidae. Pp. 212-258 in Delfinado, M.D. & Hardy, D.E. (eds.) **A catalogue of the Diptera of the Oriental region Vol. 2. Suborder Brachycera through Division Aschiza, Suborder Cyclorrhapha**. Honolulu: University of Hawaii. 618 pp.

- DYTE, C.E. 1980. Some replacement names in the Dolichopodidae (Diptera). **Entomologica Scandinavica** 11(2): 223-224.
- DYTE, C.E. & Smith, K.G.V. 1980. 33. Family Dolichopodidae, pp. 443-463 in: Crosskey, R.W. (ed.) **Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region**. British Museum (Natural History), Londres.
- ENDERLEIN, G. 1936. 22. Ordnung: Zweiflügler, Diptera. Abt. 16, pp. 1-259 [= lfg. 2, in part]. In Brohmer, P., Erhmann, P. & Ulmer, G. (eds.), **Die Tierwelt Mitteleuropas**. Vol. 6. Insekten. III. Tiel. Leipzig.
- EVENHUIS, N.L., BICKEL, D.J. & ROBINSON, H. 2012. Case 3591. *Argyra* Macquart, 1834 (Insecta, Diptera, Dolichopodidae): proposed conservation of the name by suppression of *Porphyrops* Meigen, 1824. **Bulletin of Zoological Nomenclature** 69(3): 195.
- FABRICIUS, J.C. 1794. **Entomologia systematica emendata et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species, adjectis, synonymis, locis, observationibus, descriptionibus**. Vol. 4. Hafniae [= Copenhagen], 472 pp.
- FARRIS, J.S., 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp. 7-36 in: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (Eds.). **Advances in Cladistics 2: Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society**. Columbia University Press, Nova Iorque.
- FARRIS, J.S., 2008. Parsimony and explanatory power. **Cladistics** 24: 1-23.
- FITZHUGH, K. 2006. The philosophical basis of character coding for the inference of phylo-genetic hypotheses. **Zoologica Scripta** 35: 261-286.
- FOOTE, R.H., COULSON, J.R. & ROBINSON, H. 1965. Family Dolichopodidae. Pp. 482-530 in: Stone, A. et al. (eds.). **A Catalog of the Diptera of America North of Mexico**. United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Washington.
- GERMANN, C., POLLET, M., WIMMER, C. & BERNASCONI, M.V. 2011. Molecular data sheds light on the classification of long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae). **Invertebrate Systematics** 25: 303-321.
- 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., CARPENTER, J.M., ARIAS, J.S. & ESQUIVEL, D.R.M. 2008a. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics** 24: 1-16.

GOLOBOFF, P.A., FARRIS, J.S. & NIXON, K.C. 2008b. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics** 24: 774-786.

GRICHANOV, I.Ya. 1998a. Two new species of *Urodolichus* Lamb (Diptera: Dolichopodidae) from Madagascar. **An International Journal of Dipterological Research** 9(1): 23-26.

GRICHANOV, I.Ya. 1998b. A new species of *Dactylonotus* Parent (Diptera: Dolichopodidae) from South Africa. **An International Journal of Dipterological Research** 9(1): 27-29.

GRICHANOV, I.Ya. 1998c. Afrotropical species of the genus *Acropsilus* Mik (Diptera: Dolichopodidae). **An International Journal of Dipterological Research** 9(3): 183-190.

GRICHANOV, I.Ya. 2003-2012. **A check list of species of the family Dolichopodidae (Diptera) of the World arranged by alphabetic list of generic names**. Disponível em <http://dolicho.narod.ru/Genera3.htm> (Acesso em Agosto de 2012).

GRICHANOV, I.Ya. 2010. *Aphasmaphleps*, a new genus of long-legged flies from Senegal, with a key to the genera of Afrotropical Diaphorinae (Diptera: Dolichopodidae). **African Invertebrates** 51(2): 405-412.

GRICHANOV, I.Ya. 2012a. *Shamshevia*, a new genus of long-legged flies from Namibia (Diptera: Dolichopodidae: Diaphorinae). **Journal of Natural History** 46(9-10): 557-563.

GRICHANOV, I.Ya. 2012b. Description of female and new records of *Shamshevia hoanibensis* Grichanov from Namibia (Diptera, Dolichopodidae). **Cesa News** 75: 6-7.

GRICHANOV, I.Ya. 2012c. Discovery of *Shamshevia* Grichanov in the Oriental Region (Diptera: Dolichopodidae). **Zootaxa** 3329: 64-68.

GRICHANOV I.Ya. & MOSTOVSKI, M.B. 2009. Long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae) in the collection of the Natal Museum: A review of C.H. Curran's types, new synonyms, and new combinations. **Zootaxa** 2194: 37-53.

- GRICHANOV I.Ya., NEGROBOV, O.P. & SELIVANOVA, O.V. 2011. Keys to Palaearctic subfamilies and genera of the family Dolichopodidae (Diptera). **Cesa News** 62: 13-46.
- GRIFFITHS, G.C.D. 1972. **The Phylogenetic Classification of Diptera Cyclorrhapha, with Special Reference to the Structure of the Male Postabdomen**. The Hague: Junk. 340 pp.
- GRIFFITHS, G.C.D. 1981. Book review of the Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1. **Bulletin of the Entomological Society of Canada** 13: 49-55.
- GRIFFITHS, G.C.D. 1996. Review of papers on the male genitalia of Diptera by D. M. Wood and associates. **Studia Dipterologica** 3: 107-23.
- 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: 1-124.
- GROOTAERT, P. & MEUFFELS, H.J.G. 1987. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea V. A new species of *Cryptophleps* Lichtwardt, 1898 with notes on other species. **Indo-Malayan Zoology** 4: 145-152.
- GROOTAERT, P. & MEUFFELS, H.J.G. 1990. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea IX: *Mischopyga* gen. nov. and *Physopyga* gen. nov., two new genera from the mangrove in Papua New Guinea. **Indo-Malayan Zoology** 6: 195-206.
- GROOTAERT, P. & MEUFFELS, H.J.G. 1997a. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea XV. *Scepastopyga* gen. nov. and the establishment of a new subfamily, the Achalcinae. **Journal of Natural History** 31: 1587-1600.
- GROOTAERT, P. & MEUFFELS, H.J.G. 1997b. *Griphomyia* (Diptera, Dolichopodidae, Peloropeodinae) a new genus from Southern Thailand. **Belgian Journal of Zoology** 127(2): 107-114.
- GROOTAERT, P. & MEUFFELS, H.J.G. 1999. Discovery of *Terpsimyia semicineta* (Becker), a marine dolichopodid fly in the Gulf of Siam (Insecta Diptera Dolichopodidae). **Belgian Journal of Entomology** 1: 153-159.
- GROOTAERT, P. & MEUFFELS, H.J.G. 2002. New species of *Asyndetus*, presumed commensal flies of crabs, in Thailand (Diptera, Dolichopodidae, Diaphorinae). **The Natural History Journal of Chulalongkorn University** 2(2): 37-45.

- HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Illinois University Press, Urbana.
- HENNIG, W. 1971. Insektfossilien aus der unteren Kreide. III. Empidiformia ("Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem Baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde** 232: 1-28.
- HUTTON, F.W. 1901. Synopsis of the Diptera Brachycera of New Zealand. **Transactions of the New Zealand Institute** 33: 1-95.
- KITCHING, I.J., FOREY, P.L., HUMPHRIES, C.J., & WILLIAMS, D.M. 1998. **Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis**. 2nd ed. Systematic association publications. xiii + 248 pp.
- KOWARZ, F. 1884. Beiträge zu einem Verzeichnisse der Dipteren Böhmens. IV. **Wiener Entomologische Zeitung** 3: 45-57, 107-111.
- LAMB, C.G. 1922. The Percy Sladen Trust expedition to the Indian Ocean in 1905 under the leadership of Mr. J. Stanley Gardiner, M.A. Vol.7. No. VIII. - Diptera: Asilidae, Scenopinidae, Dolichopodidae, Pipunculidae, Syrphidae. **Transactions of the Linnean Society of London (2, Zoology)** 18: 361-416.
- LIM, G.S., HWANG, W.S., KUTTY, S.N., MEIER, R. & GROOTAERT, P. 2009. Mitochondrial and nuclear markers support the monophyly of Dolichopodidae and suggest a rapid origin of the subfamilies (Diptera: Empidoidea). **Systematic entomology** 35(1): 59-70.
- LICHTWARDT, B. 1898. *Cryptophleps* novum genus Dolichopodidarum. **Természetrájsi Füzetek** 21: 491-493.
- LOEW, H. 1857a. Neue Beiträge zu Kenntniss der Dipteren. Fünfter Beitrag. **Programme der Königlichen Realschule zu Meseritz** 1857: 1-56.
- LOEW, H. 1857b. Dipterologische Mittheilungen. **Wiener Entomologische Monatsschrift** 1: 33-56.
- LOEW, H. 1864. Monographs of the Diptera of North America. Part II. **Smithsonian Miscellaneous Collections** 171. xi + 360 p.
- MACQUART, J. 1834. Histoire naturelle des Insectes. Diptères. Tome premier. In N.E. Roret (editor), (Collection des suites à Buffon) 1: 1-578, 12 pls. Paris.

- MASLOVA, O.O. & NEGROBOV, O.P. 1996. Phylogeny of the subfamily Diaphorinae (Dolichopodidae, Diptera). In: Prostakov, N.I. (ed.), *Sostoyanie i problemy ekosistem Srednego Podon'ya*, **9**: 94-96. [em russo].
- MEIGEN, J.W. 1824. **Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten**. Vol. 4. Hamm, xii + 434 pp., pls. 67-74.
- MEUFFELS, H.J.G. & GROOTAERT, P. 1993. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea XI: the genus *Asyndetus* Loew, 1869 on the northern coast. **Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie** 129: 245-273.
- MEUFFELS, H.J.G. & GROOTAERT, P. 1996. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea XIII: A remarkable new subgenus in the genus *Chrysotus*. **Bulletin et Annales de la Société royale belge d'Entomologie** 132: 223-231.
- MEUFFELS, H.J.G. & GROOTAERT, P. 2009. 10. Superfamily Empidoidea. Family Dolichopodidae. Pp. 117-163, 430 in: Gerlach, J. (ed.) **The Diptera of the Seychelles islands, Pensoft Series Faunistica 85**, Sofia-Moscow, 431 pp.
- MIRANDE, J.M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). **Cladistics** 25: 574-613.
- MOULTON, J.K. WIEGMANN, B.M. 2004. Moulton, J.K., Wiegmann, B.M., 2004. Evolution and phylogenetic utility of CAD (rudimentary) among Mesozoic-aged eremoneuran Diptera (Insecta). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 31: 363-378.
- MOULTON, J.K. WIEGMANN, B.M. 2007. The phylogenetic relationships of flies in the superfamily Empidoidea (Insecta: Diptera). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 43: 701-713.
- NAGLIS, S. M. 1999. A new species of *Trigonocera* Becker (Diptera, Dolichopodidae) from Tropical Africa. **Studia dipterologica** 6(2): 333-335.
- NAGLIS, S.M. 2001. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae). I: *Coeloglutus* Aldrich, *Neotonnoiria* Robinson, and *Paracoeloglutus* gen. nov., with the definition of the tribe Coeloglutini stat. nov. **Studia dipterologica** 8: 189-206.
- NAGLIS, S.M. 2002a. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae). II: *Argentina* Parent, *Dactylomyia* Aldrich,

*Macroductylomyia* gen. nov., and *Systemoides*, gen. nov., with the definition of the tribe Dactylomyiini. **Studia dipterologica** 8: 475-504.

NAGLIS, S.M. 2002b. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae). III: *Bickelomyia* gen. nov., with the definition of a new tribe Neurigonini. **Studia dipterologica** 9: 225-241.

NAGLIS, S.M. 2002c. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae). IV: *Viridigona* gen. nov. **Studia dipterologica** 9: 561-604.

NAGLIS, S.M. 2003. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae). V: *Neurigona* Rondani. **Studia dipterologica** 10: 267-314.

NAGLIS, S.M. & GROOTAERT, P. 2011. A remarkable new species of *Rhaphium* Meigen (Diptera, Dolichopodidae) from Sri Lanka. **Zootaxa** 2991: 44-48.

NEGROBOV, O.P. 1965. New and little-known Dolichopodidae (Diptera) in the fauna of the Soviet Union. **Entomologicheskoe Obozrenie** 44: 438-446 [em russo].

NEGROBOV, O.P. 1977-1979. 29. Dolichopodidae. **Die Fliegen der palaearktischen Region** 4(5): 354-530.

NEGROBOV, O.P. 1978. Flies of the superfamily Empidoidea (Diptera) from Cretaceous retinite in northern Siberia. **Paleontologicheskii Zhurnal** 1978(2): 81-90. [em russo; tradução para o inglês em **Paleontological Journal** 12(2): 221-228].

NEGROBOV, O.P. 1983. **Sistema i filogeniya semeistva Dolichopodidae (Diptera)**. 03.00.09 - Entomologiya. Avtoreferat. Dissertatsii na Soiskanie Uchenoi Stepeni Doktora Biologicheskikh Nauk. Ordena Trudovogo Krasnogo Znameni, Zoologicheskii Institut AN SSSR, Leningrado, 39 pp. [em russo]

NEGROBOV, O.P. 1984. A revision of the Palaeartic species of the genus *Melanostolus* Kowarz (Diptera: Dolichopodidae). Pp. 81-85 in Narchuk, E.P. & Zlobin, V.V. (eds). **Diptera (Insecta) of the fauna of the USSR and their significance in ecosystems**. Akademiya Nauk SSSR. Leningrado. 150 pp. [em russo; tradução para o inglês em **Entomological Review** 71(3) (1992): 23-26].

NEGROBOV, O.P. 1986. On the system and phylogeny of flies of the fam[ily]. Dolichopodidae. **Entomologicheskoye obozreniye** 65 (1): 182-186.

[em russo; tradução para o inglês em **Entomological Review** 66 (1987): 16-20]

NEGROBOV, O.P. 1991. Family Dolichopodidae. Pp. 11-139 in Soos, A. & Papp, L. (eds.). **Catalogue of Palaearctic Diptera. Volume 7. Dolichopodidae - Platypezidae**. Elsevier, Amsterdam. 291 pp.

NELSON, G. J. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. **Systematic Zoology** 27: 324-345.

NIXON, K.C. 1999-2002. WinClada ver. 1.00.08 Publicado pelo autor, Ithaca, Nova Iorque.

MIK, J. 1878. Dipterologische Untersuchungen. **Verhandlungen der Kaiserlich-königlichen Akademische Gymnasium (Wein)** 1877/1878: 1-24.

PAGE, R.D.M. 2001. **NDE (NEXUS data editor for Windows)**. Version 0.50 NDE. Disponível em <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>.

PARENT, O. 1925. Étude sur les espèces paléarctiques du genre *Diaphorus* Macq. (Diptères, Dolichopodidés). **Annales de la Société Scientifique de Bruxelles, série B** 44: 221-294.

PARENT, O. 1930. Espèces nouvelles de Dolichopodides (Diptères) conservés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. **Annales de la Société Scientifique de Bruxelles, série B** 50: 86-115.

PARENT, O. 1931. Diptères dolichopodides de l'Amérique du Sud. Espèces nouvelles figurant dans la collection Schnuse conservées aux Staatliche Museen für Tierkunde und Völkerkunde zu Dresden. **Abhandlungen und Berichte Dresdener Staatliches Museen für Tierkunde und Völkerkunde** 18: 1-21.

PARENT, O. 1933a. Die Ausbeute der deutsche Chaco-Expedition 1925/26. - Diptera. XXXVII. Dolichopodidae. **Konowia** 11: 241-59.

PARENT, O. 1933b. Quelques espèces nouvelles de Diptères Dolichopodides de la région paléarctique. **Annales de la Société Scientifique de Bruxelles (B)** 53: 74-78.

PARENT, O. 1934. Additions à la faune Ethiopienne (Diptères : Dolichopodides). **Bulletin de la Société Royale Entomologique d'Égypte** 18: 112-138.



- POLLET, M.A.A. & BROOKS, S.E. 2008. Long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae). Pp. 2232-2241 *in*: Capinera, J.L. (ed.) **Encyclopedia of Entomology. Volume 2**. 2<sup>a</sup> ed. Springer.
- POLLET, M.A.A., BROOKS, S.E., CUMMING, J.M. 2004. **Catalog of the Dolichopodidae (Diptera) of America North of Mexico**. Bulletin of the American Museum of Natural History, number 283. New York, NY.
- PRENDINI, L. 2001. Species or Supraspecific Taxa as Terminals in Cladistic Analysis? Groundplans Versus Exemplars Revisited. **Systematic Biology** 50(2): 290-300.
- RAMÍREZ, M. 2003. The spider subfamily Amaurobioidinae (Araneae, Anyphaenidae): a phylogenetic revision at the generic level. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 277: 1-262.
- RIEPPEL, O. 2003. Popper and Systematics. **Systematic Biology** 52: 259-271.
- RIEPPEL, O. 2004. What happens when the language of science threatens to break down in systematics - A Popperian perspective. Pp. 57-100 *in* Williams, D.M. & Forey, P.L. (eds.). **Milestones in Systematics**. CRC Press, FL.
- RIEPPEL, O., RIEPPEL, M. & RIEPPEL, L. 2006. Logic in Systematics. **Journal for Zoological Systematics and Evolutionary Research** 44: 186-192.
- ROBINSON, H. 1964. A synopsis of the Dolichopodidae (Diptera) of the southeastern United States and adjacent regions. **Miscellaneous publications of the Entomological Society of America** 4(4): 103-192, 149 figs.
- ROBINSON, H. 1966. A revision of the neotropical genus *Symbolia* (Diptera: Dolichopodidae). **Annals of the Entomological Society of America** 59: 489-496.
- ROBINSON, H. 1970a. The subfamilies of family Dolichopodidae in North and South America (Diptera). **Papéis Avulsos de Zoologia** 23: 53-62.
- ROBINSON, H. 1970b. **40. Family Dolichopodidae. A catalogue of the Diptera of the Americas South of United States** 40: 1-92.

- ROBINSON, H. 1975. Bredin-Archbold-Smithsonian biological survey of Dominica. The family Dolichopodidae with some related Antillean and Panamanian species. **Smithsonian Contributions to Zoology** 185: 1-141.
- ROBINSON, H. & VOCKEROTH, J.R. 1981. 48. Dolichopodidae. PP. 265-639 in: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (coords.) **Manual of Nearctic Diptera, Volume 1.** Agriculture Canada Monograph, 27.
- RONDANI, C. 1856. **Dipterologiae Italicae podromus. Vol. 1.** Genera Italica ordinis dipterorum ordinatim disposita et distincta et in familias et stirpes aggregata. Parmae [= Parma], 228 pp.
- SABROSKY, C.W. 1999. Family-group names in Diptera, an annotated catalog. **Myia** 10: 3-360.
- SAIGUSA, T. 2006. **Homology of Wing Venation of Diptera.** Folheto distribuído no 6<sup>th</sup> International Congress of Dipterology, Fukuoka, Japão, 26 pp.
- SATÔ, M. 1991. Comparative morphology of the mouthparts of the family Dolichopodidae (Diptera). **Insecta Matsumurana**, N.S. 45: 49-75.
- SERENO, P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics** 27: 1-23.
- SCHINER, I.R. 1864. **Catalogus systematicus Dipterorum Europae. Societatis zoologico-botanicae**, Vindobonae [=Viena], xii + 115 pp.
- SCHUH, R.T. & BROWER, A.V.Z. 2009. **Biological systematics: principles and applications.** 2<sup>nd</sup> ed. Cornell University Press, Ithaca. xiv + 311 pp.
- SINCLAIR, B.J. 1992. A phylogenetic interpretation of the Brachycera (Diptera) based on the larval mandible and associated mouthpart structures. **Systematic Entomology** 17:233-52
- SINCLAIR, B.J. 2000. 1.2. Morphology and terminology of Diptera male terminalia. Pp. 53-74 in: Papp, L. & Darvas, B. (eds.). **Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera, Volume 1. General and Applied Dipterology.** Science Herald, Budapest. 978 pp.
- SINCLAIR, B.J. & CUMMING, J.M., 2006. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera). **Zootaxa** 1180: 1-172.

SINCLAIR B.J., BROOKS, S.E., CUMMING, J.M. 2008. A critical review of the world catalogs of Empidoidea (Insecta: Diptera) by Yang et al. (2006, 2007). **Zootaxa** 1846: 61-68.

THOMSON, C.G. 1869. Diptera. Pp. 443-614 in: **Kongliga svenska fregatten Eugenie's resa omkring jorden under befäl af C. A. Virgin, åren 1851-1853. 2 (Zoologi), I (Insekter)**. Estocolmo. 617 pp.

ULRICH, H. 1971. Zur Skelett- und Muskelanatomie des Thorax der Dolichopodiden und Empididen (Diptera). **Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München** 15: 1-44.

ULRICH, H. 1974. Das hypopygium der Dolichopodiden (Diptera): Homologie und Grundplanmerkmale. **Bonner zoologische Monographien** 5: 1-60.

ULRICH, H. 1977. Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) - I: *Medetera truncorum* Meigen. **Bonner zoologische Beiträge** 28: 412-420.

ULRICH, H. 1981. Zur systematischen Gliederung der Dolichopodiden (Diptera). **Bonner zoologische Beiträge** 31: 385-402.

ULRICH, H. 1983. Abwandlungen im Bau des Dolichopodiden-Hypopygiums (Diptera) - II: *Thinophilus flavipalpis* (Zetterstedt). **Bonner zoologische Beiträge** 34: 395-404.

ULRICH, H. 2002. How recent are the Empidoidea of Baltic Amber? **5<sup>th</sup> International Congress of Dipterology, Brisbane, Australia, 2002. Abstracts volume**: 246.

ULRICH, H. 2003. How recent are the Empidoidea of Baltic Amber? **Studia Dipterologica** 10: 321- 327.

ULRICH, H. 1991. Two new genera of parathalassiine-like flies from South Africa (Diptera, Empidoidea). **Bonner zoologische Beiträge** 42(2): 187-216.

ULRICH, H. 2004. Phylogenetic considerations about an early colonization of the sea coasts by Dolichopodidae (Diptera). **Studia Dipterologica** 11: 233-243.

ULRICH, H. 2005. Predation by adult Dolichopodidae (Diptera): a review of literature with an annotated prey-predator list. **Studia Dipterologica** 11: 369-403.

- VAN DUZEE, M.C. 1924. A revision of the North American species of the dipterous genus *Chrysotus*. **Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences** 13: 3-53.
- VAN DUZEE, M.C. 1929. Tropical American Diptera or two-winged flies of the family Dolichopodidae from Central and South America. **Proceedings of the United States National Museum** 74(10): 1-64.
- VAN DUZEE, M.C. 1930. Dolichopodidae. **Diptera of Patagonia and South Chile** 5(1): 1-92.
- VOGT, L. 2008. The unfalsifiability of cladograms and its consequences. **Cladistics** 24: 62-73
- WANG, M., Yang, D. & MASUNAGA, K. 2007. New data on *Asyndetus* (Diptera: Dolichopodidae) from China, with description of a new species. **Entomological News** 118(2): 149-153.
- WEI, L.M. 2012. The evolutionary significance on fr/fa ratio of *Chrysotus* Meigen (Diptera, Dolichopodidae, Diaphorinae), with descriptions of one new genus and five new species. **Acta Zootaxonomica Sinica** 37(3): 611-622.
- WEI, L.M. & ZHANG, L.L. 2010. A taxonomic study on *Chrysotus* Meigen (Diptera: Dolichopodidae) from southwest China: descriptions of eleven new species belonging to the redefined *C. laesus*-group. **Zootaxa** 2683: 1-22.
- WESTWOOD, J.O. 1840. Order XIII. Diptera Aristotle (Antliata Fabricius. Halteriptera Clairv.). **An introduction to the modern classification of insects; founded on the natural habits and corresponding organisation of the different families**, pp. 125-154. London, 158 pp.
- WIEGMANN, B.M., MITTER, C., THOMPSON, F.C. 1993. Evolutionary origin of the Cyclorrhapha (Diptera): tests of alternative morphological hypotheses. **Cladistics** 9:41-81
- WIEGMANN, B.M., YEATES, D.K., THORNE, J, L. & KISHINO, H. 2003. Time flies, a new molecular time-scale for Brachyceran fly evolution without a clock. **Systematic Biology** 52: 745-756.
- WOODLEY, D.V. 1989. 115. Phylogeny and classification of the "Orthorrhaphous" Brachycera. Pp. 1371-1395 in: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M.

(coords.) **Manual of Nearctic Diptera, Volume 3.** Agriculture Canada Monograph.

YANG, D. & SAIGUSA, T. 2002. A revision of the genus *Argyra* from China (Diptera: Empidoidea: Dolichopodidae). **European Journal of Entomology** 99: 85-90.

YANG, D., ZHU, Y., WANG, M. & ZHANG, L. 2006. **World Catalog of Dolichopodidae (Insecta: Diptera).** China Agricultural University Press, Beijing, 704 pp.

YANG, D., ZHANG, K., YAO, G. & ZHANG J. 2007. **World Catalog of Empididae (Insecta: Diptera).** China Agricultural University Press, Beijing, 599 pp.

YEATES, D. K. 1995. Groundplans and exemplars: Paths to the tree of life. **Cladistics** 11:343-357.

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. In: Zhang, Z.-Q & SHEAR, W.A. (eds.) Linnaeus Tercentenary: progress in invertebrate taxonomy. **Zootaxa** 1668: 565-590.

YEATES, D.K. & WIEGMANN, B.M. 1999. Congruence and controversy: toward a higher-level phylogeny of Diptera. **Annual Review of Entomology** 44: 397-428.

ZANDLER, R. H. 2003. Glycerin Jelly as a Substitute for Hoyer's Solution Mountant. **Res Botanica**, Missouri Botanical Garden. April, 30. Disponível em [mobot.org/plantscience/ResBot/Meth/GlycerinJelly.htm](http://mobot.org/plantscience/ResBot/Meth/GlycerinJelly.htm) (Acesso em Janeiro de 2008).

ZATWARNICKI, T. 1996. A new reconstruction of the origin of the eremoneuran hypopygium and its implications for classification (Insecta: Diptera). **Genus** 3: 103-75.

## 9. Anexos

**Anexo 1:** Relação de material das espécies do grupo-externo utilizadas na análise cladística.

Espécies	Material examinado
<i>Acropsilus protractus</i> Robinson	3♂♂ AUSTRÁLIA, <u>Queensland</u> , O'Connell River, 7.iv.1994, D.J. Bickel leg.; 2♀♀ idem, mas <u>Território do Norte</u> , Berry Springs, 9-11.i.1992, D.J. Bickel leg. (AMSA)
<i>Anepsiomyia flaviventris</i> (Meigen)	2♂♂ ♀ ALEMANHA, Altmannsweiler (westl. Ellwangen), 23.vii.1969, H. Ulrich leg. (AMSA); 3♂♂ 2♀♀ BÉLGICA, Oostduinkerke Hannecartbos Nat. Res., 1987, M.Pollet leg. (CNCI)
<i>Heteropsilopus cingulipes</i> (Walker)	2♂♂ ♀ AUSTRÁLIA, <u>Nova Gales do Sul</u> , Bombala, 21.xi.1991, D.S. Kent leg. (AMSA)
<i>Lamprochromus</i> sp. 1	♂ CANADÁ, <u>Ontário</u> , S. March, 31.viii.1968, J.R. Vockeroth leg.; 2♀♀ idem, mas 5.viii.1967 (CNCI)
<i>Micromorphus</i> sp. 1	10♂♂ 4♀♀ BRASIL, <u>Minas Gerais</u> , Cabo Verde, 23.ix-15.x.2006, D.S. Amorim et al. leg. (MZSP)
<i>Nematoproctus distendens</i> (Meigen)	7♂♂, 5♀♀ BÉLGICA, <u>Hainaut</u> , Virelles, 16-23.vi.2006, S. Pierret & M. Pollet leg. (CPMP)
<i>Nematoproctus metallicus</i> Van Duzee	2♂♂ EUA, <u>Marilândia</u> , Laurel, 14, 26.v.1965; 2♀♀ idem, 26.v.1965; ♀ idem, 21.vi.1965 (CNCI)
<i>Paraclius parenti</i> Capellari & Amorim	♂HT 5♂♂PT; 3♀♀ BRASIL, <u>Pernambuco</u> , Recife, 17-20.vii.2002, S.T.P. Amarante leg. (MZSP)
<i>Pinacocerus nodicornis</i> Van Duzee	♂ ♀ CHILE, <u>Coquimbo</u> , Hacienda Illapel, 20.xi.1954, L. Peña leg. (AMSA)

**Anexo 1** (continuação): Relação de material das espécies do grupo-externo utilizadas na análise cladística.

<b><i>Plagioneurus univittatus</i> Loew</b>	2♀♀ BRASIL, <u>Roraima</u> , Ouro Preto do Oeste, 6-12.vii.1995, Rafael & Vidal leg.; ♀ idem, mas Urumaitá, 22.iii.2007, F.F. Xavier F° leg.; 3♀♀, idem, mas <u>Amazonas</u> , Manaus, 2.ix.1993, J.F. Vidal leg.; ♂ idem, mas <u>Maranhão</u> , Carolina, 12.xii.2001, Rafael et al. leg.; ♂ idem, mas <u>Amazonas</u> , Manaus, 26.x.2003, Rafael et al. leg.; ♂, idem, mas 5.viii.1992, Vidal leg. (INPA)
<b><i>Pseudosympycnus albipalpus</i> (Parent)</b>	3♂♂ BRASIL, <u>Acre</u> , <u>Mâncio Lima</u> , 4.iii-4.iv.2007, A.R. Calor & D. Viana leg.; 6♂♂ 4♀♀ idem, mas viii.2007, L. Menezes leg.; 6♂♂ ♀ idem, mas 5.ix.2007, L. Menezes leg.; 4♂♂ ♀ idem, mas 5.x.2007, L. Menezes leg. (MZSP)
<b><i>Rhaphium macrocerum</i> Meigen</b>	5♂♂ 5♀♀ ALEMANHA, <u>Schleswig-Holstein</u> , próximo a Flensburg, 26.v-2.vi.1999, H. Meyer leg. (ZMUK)
<b><i>Rhaphium currani</i> (Parent)</b>	8♂♂ 5♀♀ ÁFRICA DO SUL, <u>KwaZulu-Natal</u> , Cathedral Peak NR, 22.ix-17.xi.2006, B.M. Mostovski leg. (NMSA)
<b><i>Stolidosoma abbreviatum</i> Parent</b>	15♂♂ 22♀♀ PARAGUAI, Salto del Guairá, 7-10.xii.1971 (MZSP)
<b><i>Sympycnus grandicornis</i> Van Duzee</b>	6♂♂ 6♀♀, CHILE, Parque Nacional Altos de Lircay, 29.i.2011, D.S. Amorim leg. (MZSP)
<b><i>Urodolichus caudatus</i> Lamb</b>	♂ FILIPINAS, <u>Palo</u> , Leyte, 10.xii.1945; ♀ SEICHELES, <u>Mahe</u> , 1922 (CASC)

**Anexo 2:** Matriz de caracteres. Nomes dos táxons são apresentados em suas combinações anteriores a este estudo. Gêneros excluídos de Diaphorinae estão marcados com "\*". Táxons em negrito indicam os novos limites de Diaphorinae.

	1	1111111112	222222223	333333334	444444445	555555556	666666667	7777777
	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567
<i>Heteropsilopus cingulipes</i>	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	000000000	0000000
<i>Phasmaphleps* pacifica</i>	000000001	000010000	0000001011	000020000	000000000	0010001100	000000001	0000000
<i>Terpsimyia* semicincta</i>	000000000	000100000	0000001010	0000200001	0000100000	0010001100	000000000	--00000
<i>Keirosoma* albicinctum</i>	000000000	000000000	0000001010	001-200000	0000100000	0000000100	000000000	--00000
<i>Urodolichus caudatus</i>	000000000	000000000	0000001010	0000000001	0000000000	0000100100	00000000??	0000000
<i>Lamprochromus sp 1</i>	000000000	000000000	0000001010	0000200001	000000001-	0000100000	0000100010	--00000
<i>Nematoproctus distendens</i>	000000000	000000000	0000001010	0000200001	000000001-	0000100000	0001110010	--00010
<i>Nematoproctus metallicus</i>	000000000	000000000	0000001010	0000200001	000000001-	0000100000	0001110010	--00010
<i>Rhaphium macrocerum</i>	000000000	000000000	0000001010	0000200001	000000001-	1000100000	0001100110	--00000
<i>Rhaphium currani</i>	000000000	000000000	0000001010	0000200001	000000001-	1000100000	0001100110	--00000
<i>Sympycnus grandicornis</i>	000000000	000000000	0000001010	0000200000	0000000000	0000010000	000000000	0000001
<i>Pinanocerus nodicornis</i>	000100000	000000000	0000001010	0000200000	0000000000	0000010000	000000000	0000001
<i>Pseudosympycnus albipalpus</i>	000000000	000000000	0000001010	0000200000	0000000000	0000010000	000000000	0000001
<i>Stolidosoma abbreviatum</i>	000000000	000000000	0000001010	0000200000	0000000000	0000010000	000000000	0000001
<i>Plagioneurus univittatus</i>	000000000	000010000	0000001010	0000200000	00000000--	0000010000	000000000	0000001
<i>Nurteria* bicolor</i>	000000000	000110000	0002001010	001-200000	0000000000	0000010000	000000000	0000001
<i>Dactylonotus* grandicornis</i>	001000000	100000000	0000001010	001-200000	0000000000	0010001110	0000000201	0000000
<i>Argyra* diaphana</i>	000001000	0000000100	0000001010	1000200100	000000000-	0010001110	0000000001	0100000
<i>Argyra robusta</i>	000001000	0000000100	0000001010	1000200100	000000000-	0010001110	0000000001	0100000
<i>Argyra albicans</i>	000001000	0000000100	0000001010	1000200100	000000000-	0010001110	0000000001	0100000
<i>Argyra sp 1</i>	000001000	0000000000	0000001010	1000200100	000000000-	0010001110	0000000001	0100000
<i>Anepsiomyia flaviventris</i>	000001000	101010000	0002001010	001-200000	0000000000	0010001110	000000000	0000000
<i>Symbolia* costaricensis</i>	000001000	0010000000	0012001010	001-200000	1000000000	0010001110	0000000000	0000000
<i>Symbolia maculata</i>	000000000	0000000000	0012001010	001-200000	1000000000	0010001110	0000000000	0000000
<i>Symbolia sp 1</i>	000001000	0010100000	0012001010	001-200000	1000000000	0010001110	0000000000	0000000
<i>Symbolia aldrichi</i>	000000000	0000100000	0012001010	001-200000	1000000000	0010001110	0000000000	0000000
<i>Pseudargyra* magnicornis</i>	0000011000	0010000000	0002001010	001-200000	1000000000	0010001110	0000000000	0000000
<i>Pseudargyra sp 1</i>	0000011000	0010000000	0002001010	001-200000	1000000000	0010001110	0000000000	0000000
<i>Pseudargyra sp 2</i>	0000011000	0010000000	0002001010	001-200000	1000000000	0010001110	0000000000	0000000
<i>Somillus* melanosoma</i>	0100011000	0010000000	0002001010	0000200000	1000000000	0010001110	0000000000	0000000
<i>Somillus sp 1</i>	0100011000	0010000000	0002001010	001-200000	1000000000	0010001110	0000000000	0000000
<i>Acropsilus protactus</i>	000000001	0001101000	0000001010	011-110000	0000000000	0000001100	0000000001	0000000
<i>Micromorphus sp 1</i>	000000000	0001101000	0000001010	011-110000	0000000000	0000001100	0000000001	0000000
<i>Paraclius parenti</i>	0000010000	0000000000	0000001010	001-100000	0000000000	0000001100	0000000001	0000000
<b><i>Diaphorus oculatus</i></b>	<b>10-0000000</b>	<b>0000000000</b>	<b>0010001010</b>	<b>001-201010</b>	<b>0001000101</b>	<b>0000001100</b>	<b>0010--0001</b>	<b>0000000</b>



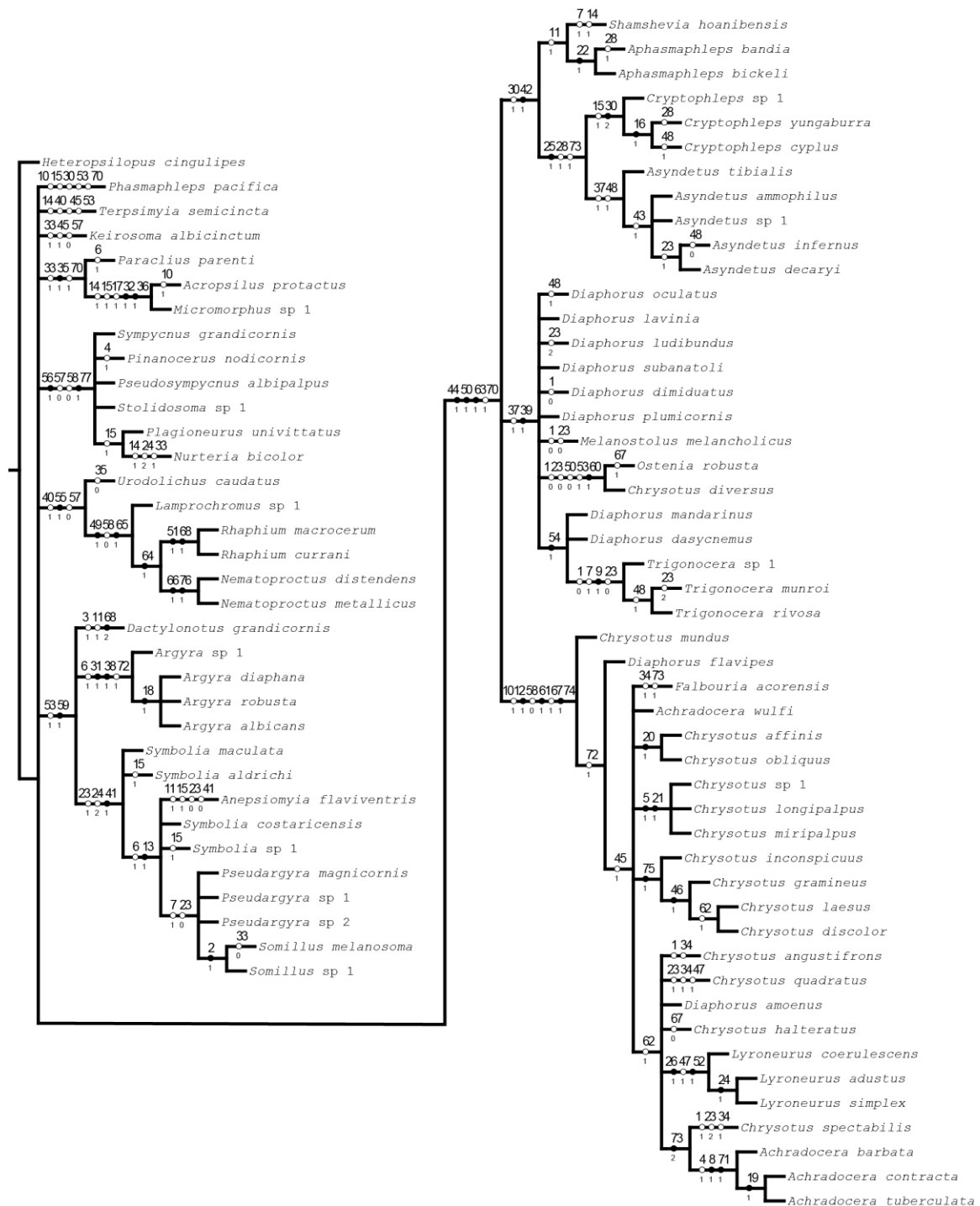
**Anexo 2** (continuação): Matriz de caracteres. Nomes dos táxons são apresentados em suas combinações anteriores a este estudo. Gêneros excluídos de Diaphorinae estão marcados com "\*". Táxons em negrito indicam os novos limites de Diaphorinae.

	1	1111111112	2222222223	3333333334	4444444445	5555555556	6666666667	7777777
	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567
<i>Diaphorus lavinia</i>	10-000000	000000000	0010001010	001-201010	0001000001	0000001100	0010--0001	0000000
<i>Diaphorus ludibundus</i>	10-000000	000000000	0020001010	001-201010	0001000001	0000001100	0010--0001	0000000
<i>Diaphorus subanatoli</i>	10-000000	000000000	0010001010	001-201010	0001000001	0000001100	0010--0001	0000000
<i>Diaphorus dimiduatus</i>	000000000	000000000	0010001010	001-201010	0001000001	0000001100	0010--0001	0000000
<i>Diaphorus mandarinus</i>	10-000000	000000000	0010001010	001-201010	0001000001	0001001100	0010--0001	0000000
<i>Diaphorus plumicornis</i>	10-000000	000000000	0010001010	001-201010	0001000001	0000001100	0010--0001	0000000
<i>Diaphorus dasycnemus</i>	10-000000	000000000	0010001010	001-201010	0001000001	0001001100	0010--0001	0000000
<i>Trigonocera</i> sp 1	0010001010	000000000	0000001010	001-201010	0001000001	0001001100	0010--0001	0000000
<i>Trigonocera munroi</i>	0010001010	000000000	0020001010	001-201010	0001000101	0001001100	0010--0001	0000000
<i>Trigonocera rivos</i>	0010001010	000000000	0000001010	001-201???	????000101	0001001100	0010--0001	0000000
<i>Melanostolus melancholicus</i>	000000000	000000000	0000001010	001-201???	????000001	0000001100	0010--0001	0000000
<i>Ostenia robusta</i>	000000000	000000000	0000001010	001-201010	0011000000	0010001101	0010--1001	0000000
<i>Chrysotus diversus</i>	000000000	000000000	0000001010	001-201???	????000000	0010001101	0010--0001	0000000
<i>Asyndetus ammophilus</i>	000000000	000000000	0000101111	001-201000	0111000101	0000001100	0010--0001	0010000
<i>Asyndetus tibialis</i>	000000000	000000000	0000101111	001-201000	0101000101	0000001100	0010--0001	0010000
<i>Asyndetus infernus</i>	000000000	000000000	0010101111	001-201000	0111000001	0000001100	0010--0001	0010000
<i>Asyndetus decaryi</i>	000000000	000000000	0010101111	001-201000	0111000101	0000001100	0010--0001	0010000
<i>Asyndetus</i> sp 1	000000000	000000000	0000101111	001-201000	0111000101	0000001100	0010--0001	0010000
<i>Cryptophleps yungaburra</i>	000000000	0000110000	0000101012	001-200000	0101000001	0000001100	0010--0001	0010000
<i>Cryptophleps cyplus</i>	000000000	0000111000	0000101112	001-200000	0101000101	0000001100	0010--0001	0010000
<i>Cryptophleps</i> sp 1	000000000	0000101000	0000101112	001-200000	0101000001	0000001100	0010--0001	0010000
<i>Aphasmaphleps bandia</i>	000000000	1000001000	0110001111	0000200000	0101000001	0000001100	0010--0001	0000000
<i>Aphasmaphleps bickeli</i>	000000000	1000001000	0110001011	0000200000	0101000001	0000001100	0010--0001	0000000
<i>Shamshevia hoanibensis</i>	0000001000	1001001000	0000001011	0000200000	0101000001	0000001100	0010--0001	0000000
<i>Diaphorus flavipes</i>	10-0000001	0100000000	0010001010	0020200000	0001000001	0000001000	1010--100-	0101000
<i>Chrysotus mundus</i>	10-0000001	0100000000	0010001010	0020200000	0001000001	0000001000	1010--100-	0001000
<i>Falbouria acorensis</i>	0000000001	0100000000	0000001010	0001200000	0001100001	0000001000	1010--100-	0111000
<i>Chrysotus inconspicuus</i>	0000000001	0100000000	0000001010	0000200000	0001100001	0000001000	1010--100-	0101100
<i>Chrysotus laesus</i>	0000000001	0100000000	0000001010	0000200000	0001110001	0000001000	1110--100-	0101100
<i>Chrysotus discolor</i>	0000000001	0100000000	0000001010	0000200000	0001110001	0000001000	1110--100-	0101100
<i>Chrysotus gramineus</i>	0000000001	0100000000	0000001010	0000200000	0001110001	0000001000	1010--100-	0101100
<i>Chrysotus affinis</i>	0000000001	0100000001	0000001010	0000200000	0001100001	0000001000	1010--100-	0101000
<i>Chrysotus obliquus</i>	0000000001	0100000001	0000001010	0000200000	0001100001	0000001000	1010--100-	0101000
<i>Chrysotus</i> sp 1	0000100001	0100000000	1000001010	0000200000	0001100001	0000001000	1010--100-	0101000
<i>Chrysotus longipalpus</i>	0000100001	0100000000	1000001010	0000200000	0001100001	0000001000	1010--100-	0101000

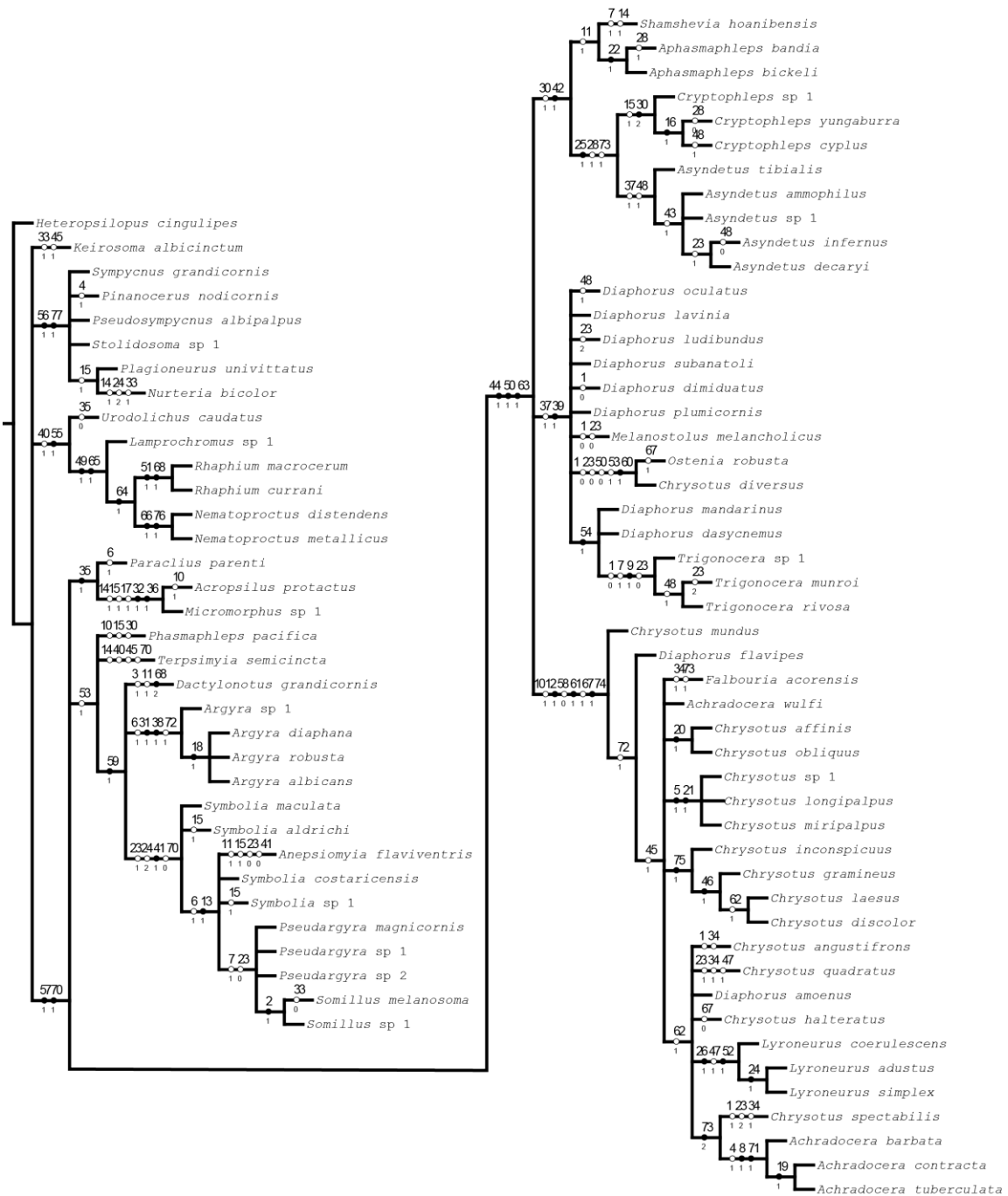
**Anexo 2** (continuação): Matriz de caracteres. Nomes dos táxons são apresentados em suas combinações anteriores a este estudo. Gêneros excluídos de Diaphorinae estão marcados com "\*". Táxons em negrito indicam os novos limites de Diaphorinae.

	1	1111111112	2222222223	3333333334	4444444445	5555555556	6666666667	7777777
	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	1234567
<i>Chrysotus miripalpus</i>	0000100001	0100000000	1000001010	0000200000	0001100001	0000001000	1010--100-	0101000
<i>Achradocera wulfi</i>	0000000001	0100000000	0000001010	0000200000	0001100001	0000001000	1010--100-	0101000
<i>Chrysotus spectabilis</i>	10-0000001	0100000000	0020001010	0001200000	0001100001	0000001000	1110--100-	0121000
<i>Chrysotus angustifrons</i>	10-0000001	0100000000	0000001010	0001200000	0001100001	0000001000	1110--100-	0101000
<i>Chrysotus quadratus</i>	0000000001	0100000000	0010001010	0001200000	0001101001	0000001000	1110--100-	0101000
<i>Diaphorus amoenus</i>	0000000001	0100000000	0000001010	0000200000	000110?001	0000001000	1110--100-	0101000
<i>Chrysotus halteratus</i>	0000000001	0100000000	0000001010	0000200000	0001100001	0000001000	1110--000-	0101000
<i>Achradocera contracta</i>	0001000101	0100000010	0000001010	0000200000	000110000-	0000001000	1110--100-	1121000
<i>Achradocera tuberculata</i>	0001000101	0100000010	0000001010	0000200000	000110000-	0000001000	1110--100-	1121000
<i>Achradocera barbata</i>	0001000101	0100000000	0000001010	0000200000	000110000-	0000001000	1110--100-	1121000
<i>Lyroneurus adustus</i>	0000000001	0100000000	0001011010	0000200000	0001101001	0100001000	1110--100-	0101000
<i>Lyroneurus coerulescens</i>	0000000001	0100000000	0000011010	0000200000	0001101001	0100001000	1110--100-	0101000
<i>Lyroneurus simplex</i>	0000000001	0100000000	0001011010	0000200000	0001101001	0100001000	1110--100-	0101000

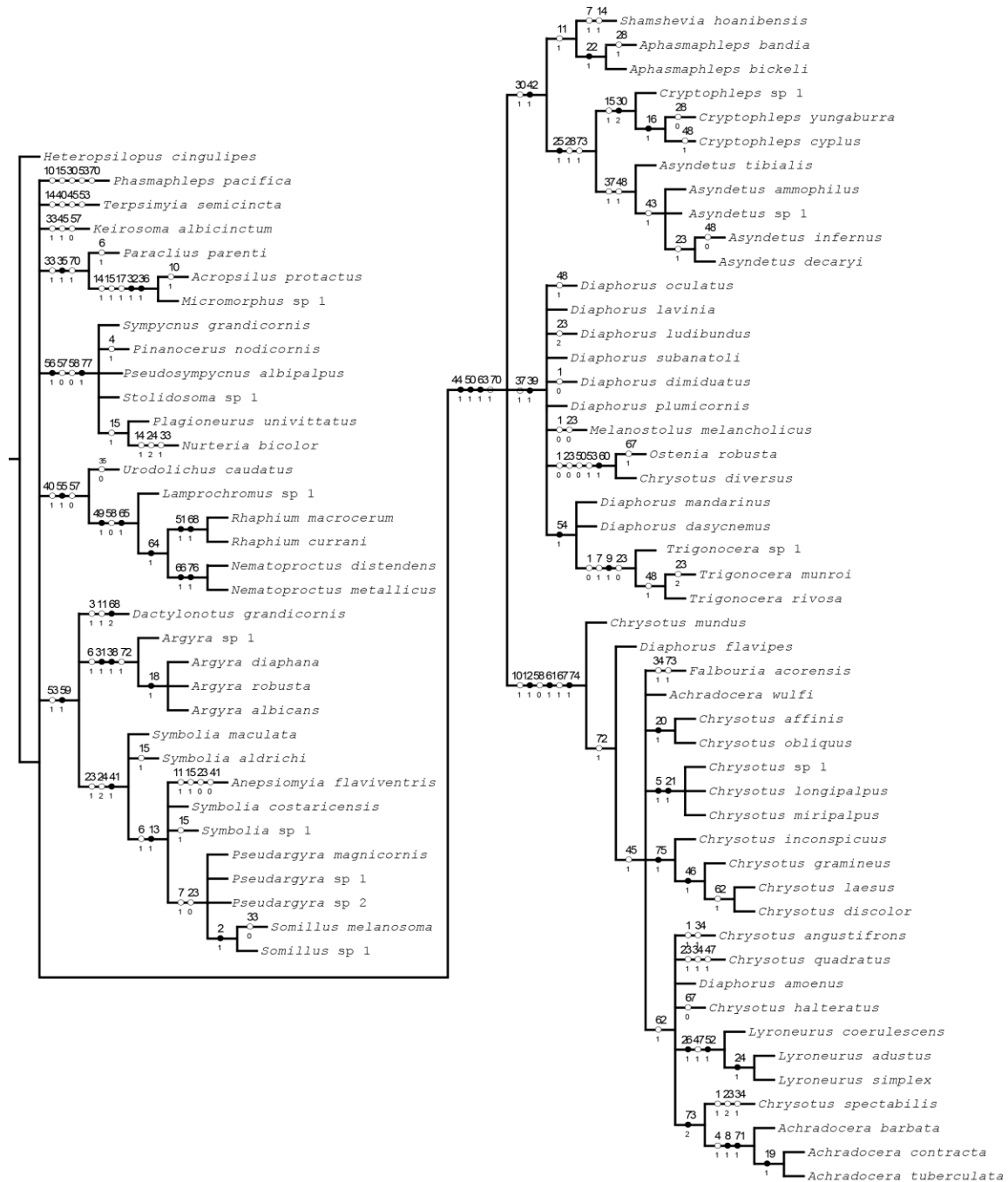
Anexo 3.A: Consenso estrito das topologias obtidas com pesagem implícita de caracteres ( $k = 0,1$ ).



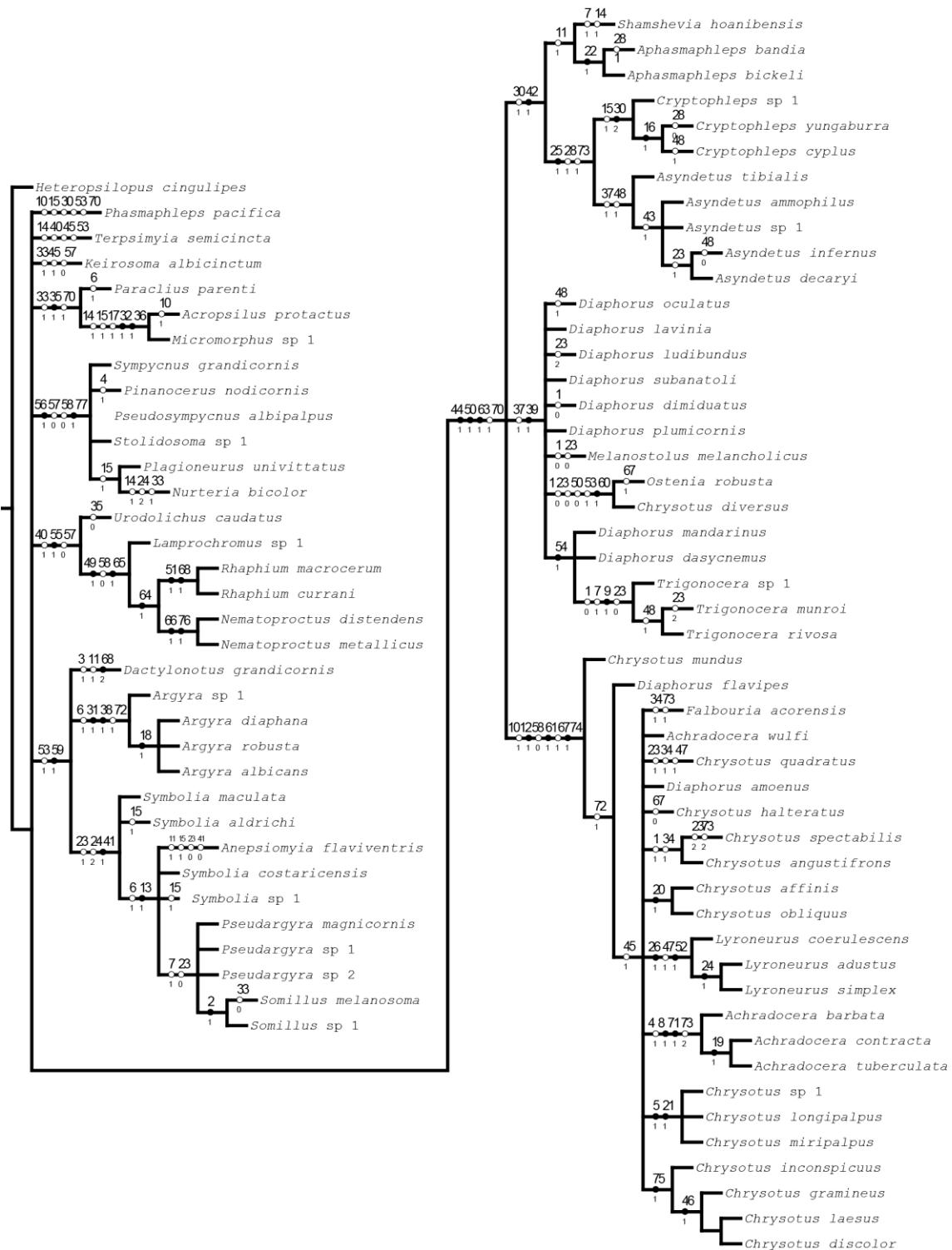
**Anexo 3.B:** Consenso estrito das topologias obtidas com pesagem implícita de caracteres ( $k = 0,5$ ).



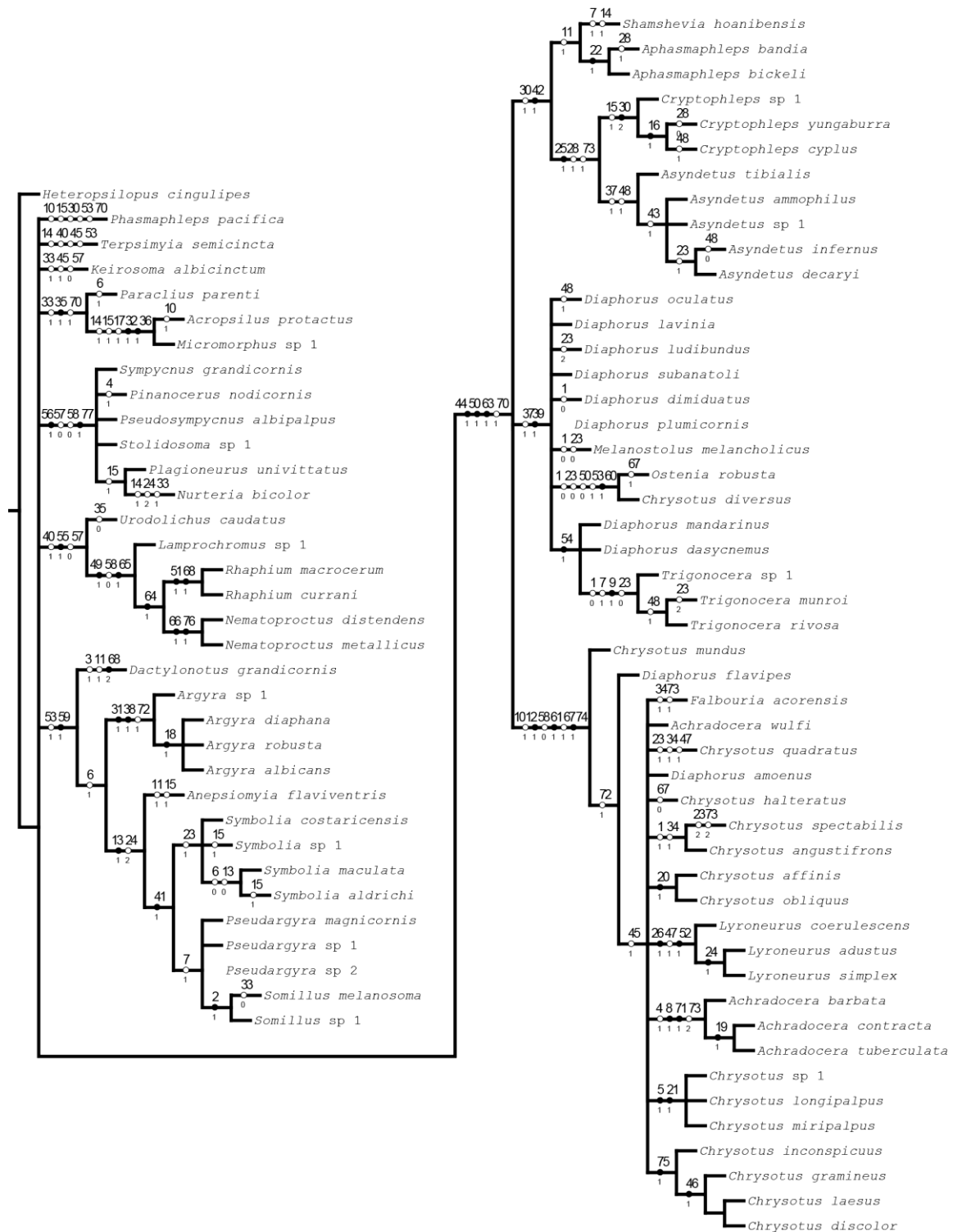
Anexo 3.C: Consenso estrito das topologias obtidas com pesagem implícita de caracteres ( $2 \geq k \geq 1$ ).



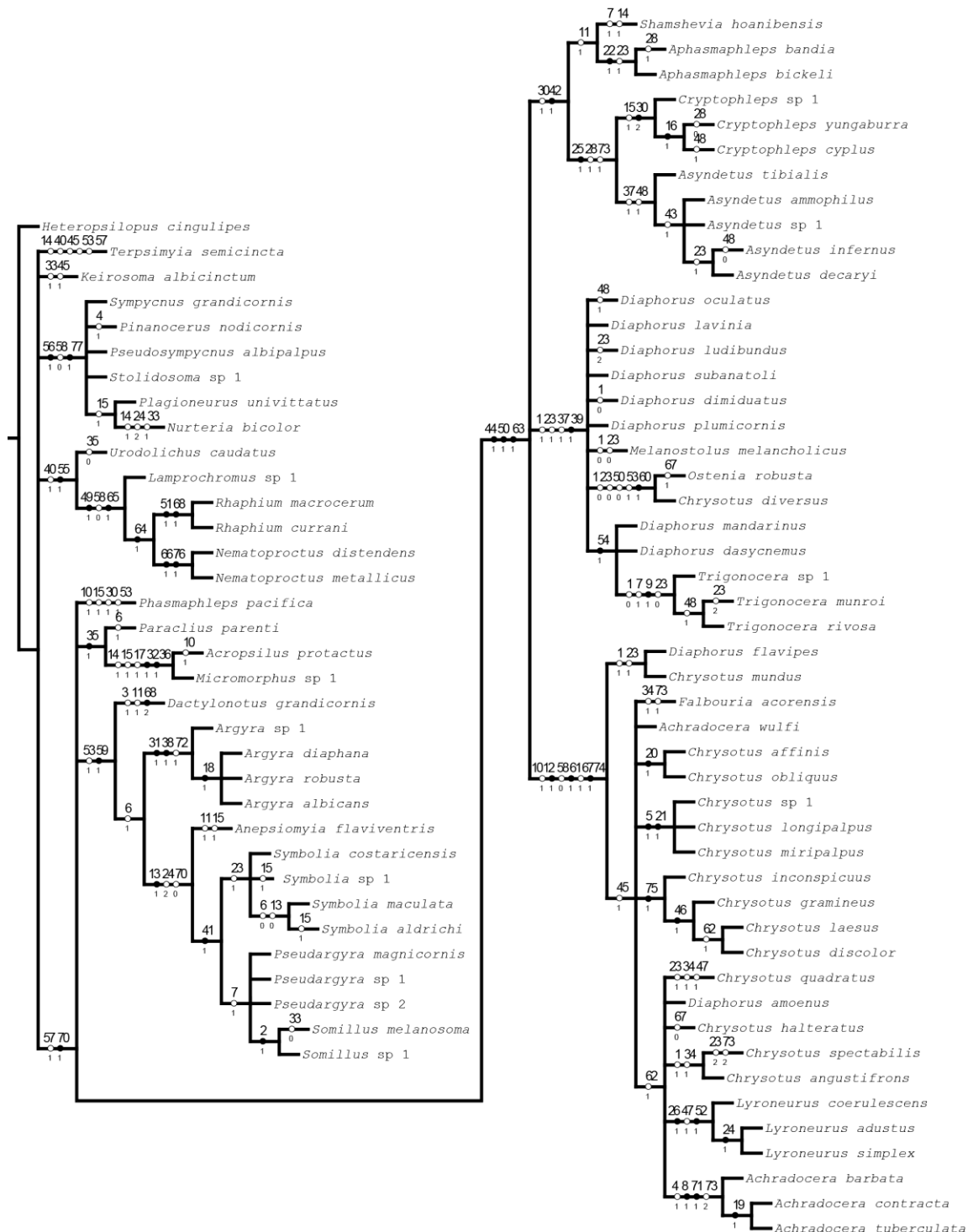
Anexo 3.D: Consenso estrito das topologias obtidas com pesagem implícita de caracteres ( $5 \geq k \geq 3$ ).



Anexo 3.E: Consenso estrito das topologias obtidas com pesagem implícita de caracteres ( $7 \geq k \geq 6$ ).

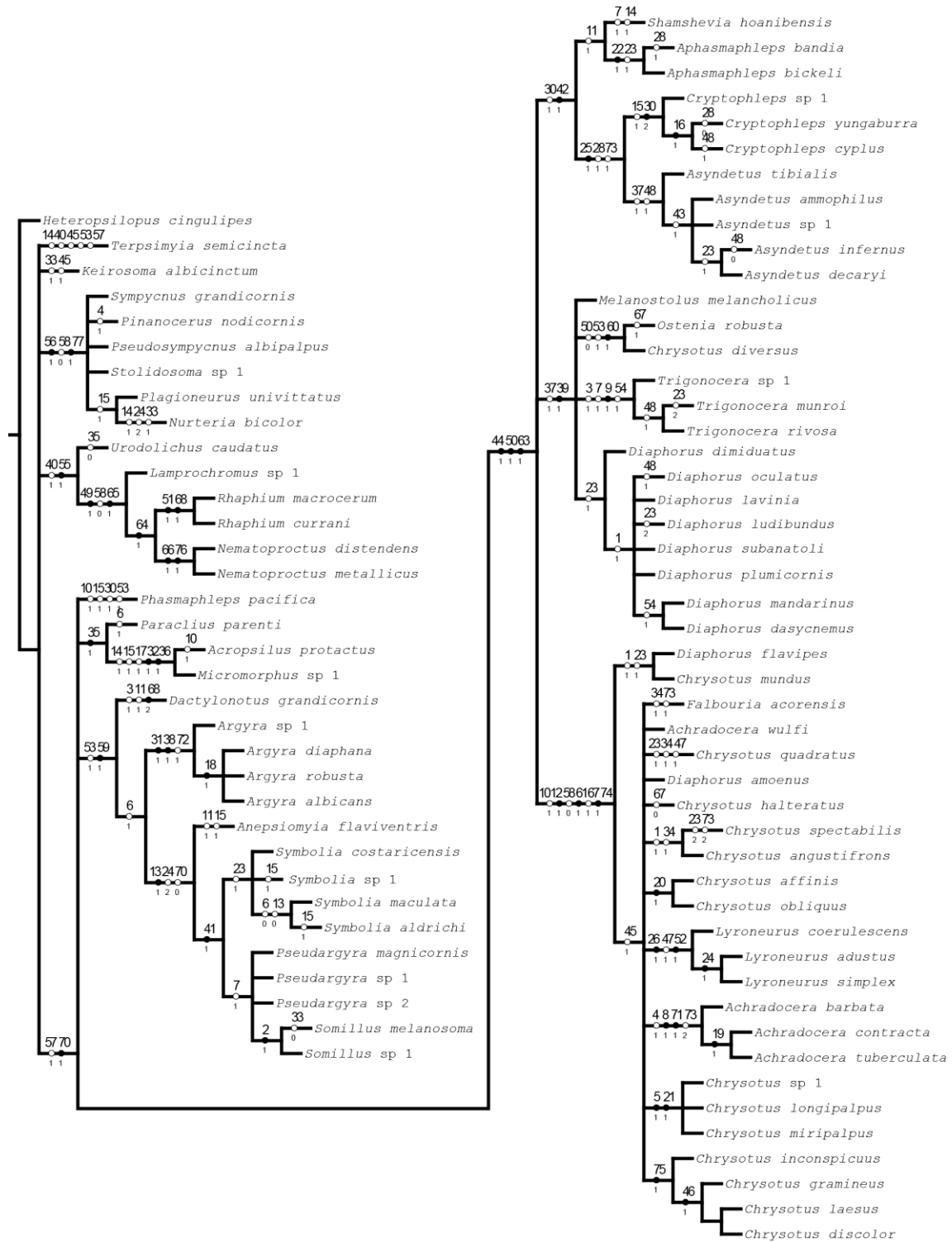


Anexo 3.F: Consenso estrito das topologias obtidas com pesagem implícita de caracteres ( $k = 8$ ).

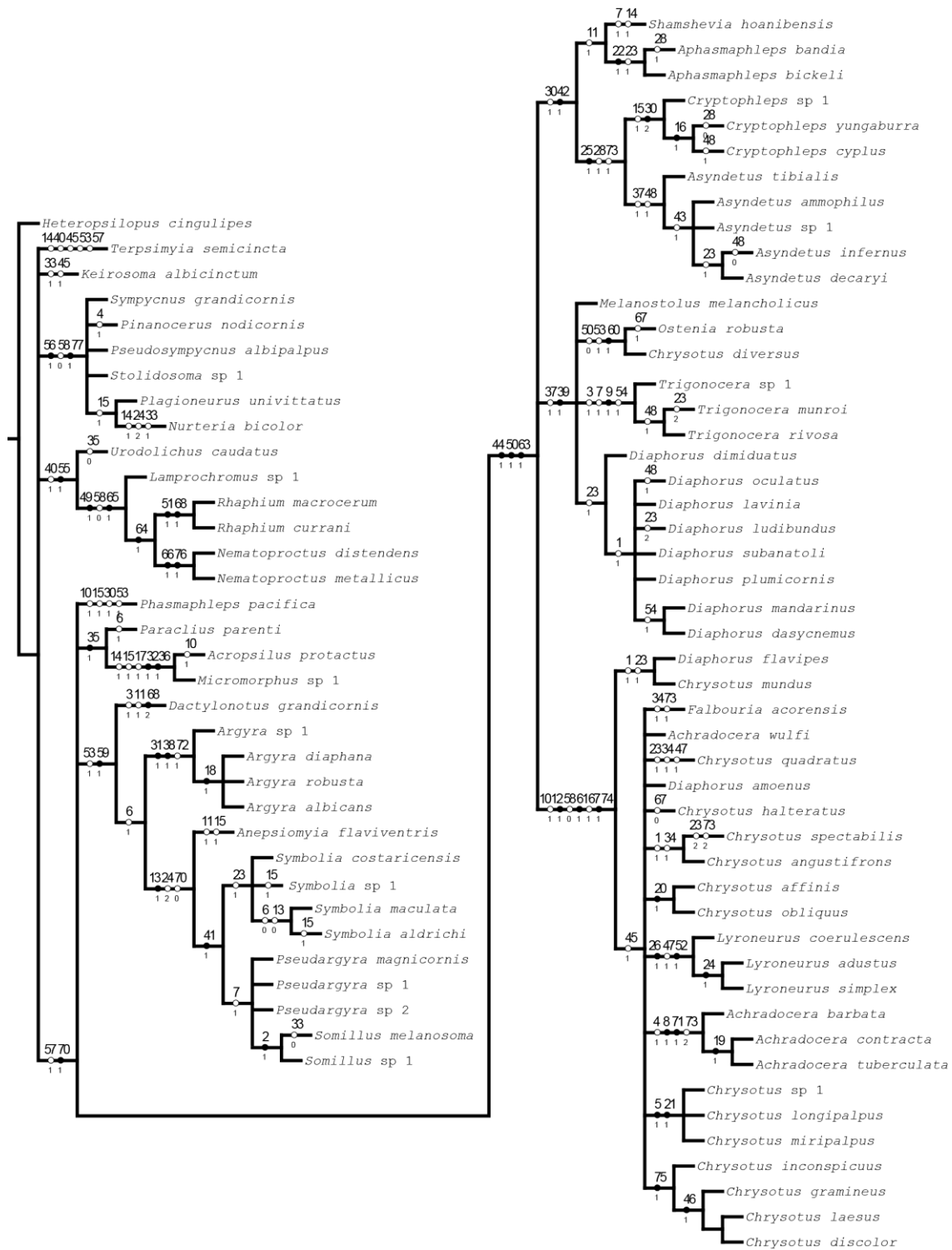




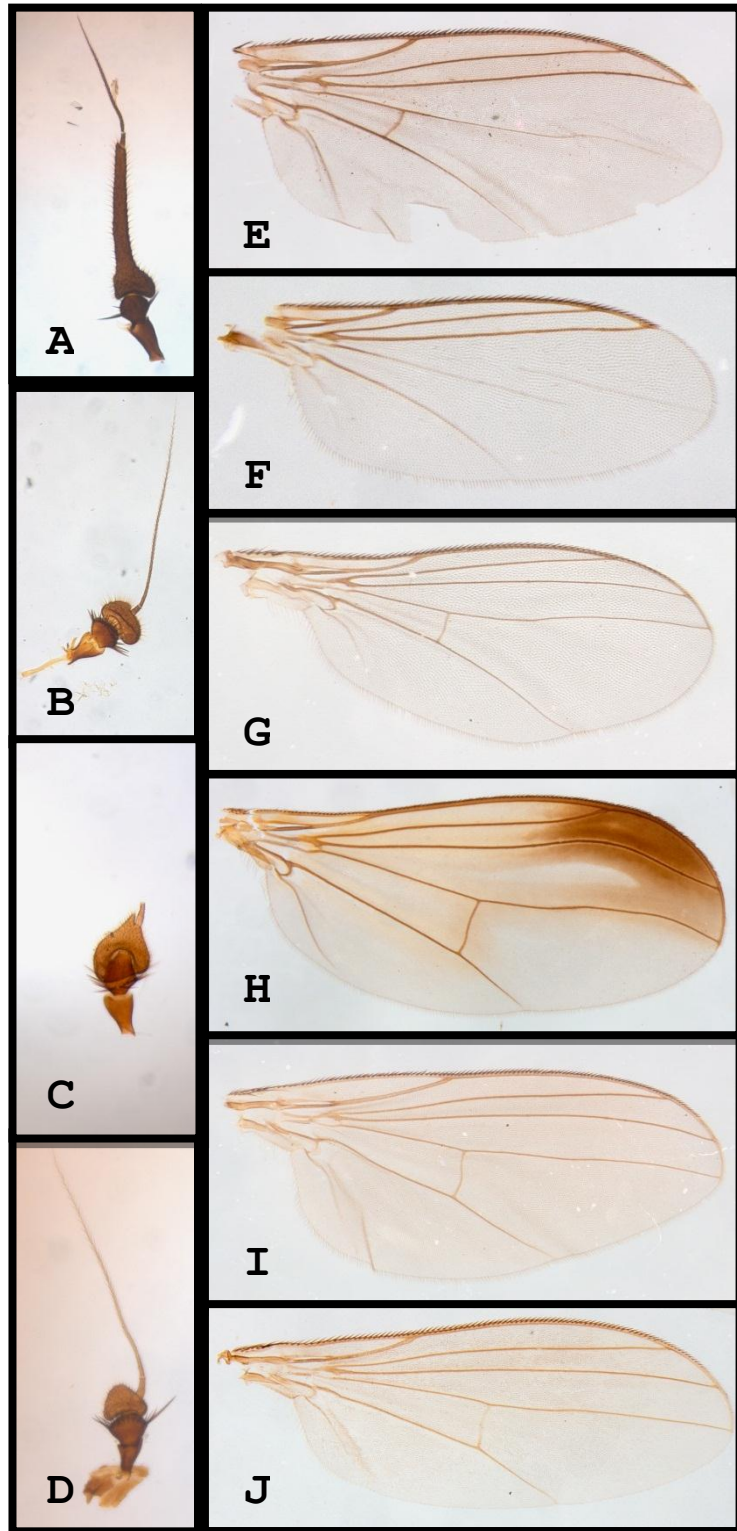
Anexo 3.G: Consenso estrito das topologias obtidas com pesagem implícita de caracteres ( $k = 9$ ).



**Anexo 3.H:** Consenso estrito das topologias obtidas com pesagem implícita de caracteres ( $100 \geq k \geq 10$ ) e com pesos iguais.



**Anexo 4:** Prancha colorida. **A-D: antenas dos machos.** A: *Achradocera barbata* (Loew); B: *Lyroneurus luteoviridis* Parent; C: *Trigonocera munroi* (Curran); D: *Diaphorus oculatus* (Fallén). **E-J: asas.** E: *Asyndetus infernus* Bickel (♂); F: *Cryptophleps* sp. 1 (♂); G: *Chrysotus neglectus* (Wiedemann) (♂); H: *Lyroneurus adustus* (Wiedemann) (♂); I: *Diaphorus oculatus* (Fallén) (♂); J: *Trigonocera munroi* (Curran) (♀).



**Anexo 5:** Capellari, R.S. & Amorim, D.S. 2012. Systematic position of the monotypic Azorean genus *Falbouria* Dyte with notes on the definition of *Chrysotus* Meigen (Diptera: Dolichopodidae). **Zootaxa** 3489: 81-88.



# Article

urn:lsid:zoobank.org:pub:9D26AF16-B9E1-4E37-99B3-75703DFA986C

## Systematic position of the monotypic Azorean genus *Falbouria* Dyte with notes on the definition of *Chrysotus* Meigen (Diptera: Dolichopodidae)

RENATO SOARES CAPELLARI<sup>1,2</sup> & DALTON DE SOUZA AMORIM<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Av. Bandeirantes 3900, 14040–901, Ribeirão Preto, SP, Brasil

<sup>2</sup>Corresponding author: rscapellari@gmail.com

### Abstract

The systematic position and the generic status of the monotypic genus *Falbouria* Dyte (Dolichopodidae: Diaphorinae) are evaluated. The type-species of the genus, *F. acorensis* (Parent), endemic to the Azores, is re-described, and hypopygial and oviscapt morphology illustrated in detail for the first time. *Falbouria* is kept as a separate genus, but close to *Chrysotus* Meigen, which is certainly paraphyletic (or even polyphyletic) in its present composition. A brief discussion on the delimitation of *Chrysotus* is provided and its *laesus*-group of species is suggested as the core clade of the genus.

**Key words:** Diptera, Dolichopodidae, Diaphorinae, *Balfouria*, *Falbouria*, *Chrysotus*, Palearctic Region, Azores

### Introduction

Parent (1933) proposed the genus *Balfouria* for an endemic Azorean species, *B. acorensis* Parent, based on a single male specimen. He included the species in the Diaphorinae on the basis of its general habitus, strong bristles on the end of abdomen and wing venation, distinguishing it from the remaining genera of the subfamily by the presence of two “postvertical” setae. The genus-group name was later verified to be preoccupied in Mollusca (Crosse 1884) and the replacement name *Falbouria* was proposed by Dyte (1980). Maslova and Negrobov (1996) placed *Falbouria* in the Argyrini (*sensu* Negrobov 1986), as sister to the remainder of the tribe (*i.e.*, the genera *Argyra* Macquart, *Keirosoma* Van Duzee, *Pseudargyra* Van Duzee and *Somillus* Brêthes), a position later endorsed by Grichanov (1998).

Quite recently an unpublished manuscript by C.E. Dyte came to our attention, in which he pointed out that Frey’s (1945) treatment of the Azorean Diptera overlooked earlier papers by Parent (1933, 1934). Frey (1945) recorded *Chrysotus xanthoprasius* from the Azores, a species originally described by Bezzi (1906) from Eritrea (Afrotropical Region). Dyte, however, suspected that the species studied by Frey (1945) could actually be *F. acorensis*. We have examined Frey’s specimens of “*C. xanthoprasius*”, currently in the collection of the Finnish Museum of Natural History (Finland), and the holotype of *F. acorensis*, confirming Dyte’s suspicion. In this paper, Frey’s specimens and additional material of the same species recently collected in São Miguel Island (Azores) were used to re-describe *F. acorensis*, which allowed considering the problem of the systematic position *Falbouria* and the delimitation of *Chrysotus* Meigen.

### Material and methods

The morphological nomenclature used here follows mainly Cumming and Wood (2009). Body length was measured from the insertion of the antenna to the apex of the abdomen. Wing length was measured from the base to the apex of the wing, while the width was measured at the widest point of the wing, both given as ranges. Measurements of the podomeres are representative ratios and are given according the formula: trochanter + femur,

tibia, tarsomeres 1, 2, 3, 4, 5. The CuAx ratio represents the length of the dm-cu crossvein/distal section of the anal vein.

The following abbreviations are used in the description and figures: I, II, III: pro- meso-, metathoracic legs; A<sub>1</sub>, anal vein; C, costal vein; cerc, cercus; CuA, basal part of anterior branch of cubital vein; Cx, coxa; dm-cu, discal medial-cubital crossvein; F, femur; lel, lateral epandrial lobe; M, medial vein; MSSC, male secondary sexual character(s); pgon, postgonite; ph, phallus; R, radial vein; St, sternite; Tg, tergite; VSur, ventral lobe of surstylus; t<sub>1-5</sub>, tarsomeres 1 to 5. While describing the hypopygium, ‘dorsal’ and ‘ventral’ refer to the morphological position prior to genitalic rotation and flexion; as such, the top of the drawings in lateral view is actually ventral on the specimens. Habitus and wing photographs were produced using a Leica DC camera attached to a Leica MZ16 stereomicroscope, AutoMontage and Photoshop CS4.

The male holotype of *Falbouria acorensis* is housed in the Natural History Museum, London, UK (BMNH), while additional material used in this study belongs to the Silesian Museum, Opava, Czech Republic (SMOC) (collected by J. Roháček), and the Finish Museum of Natural History, Helsinki, Finland (UZMH) (collected by R. Frey and R. Storå).

## Genus *Falbouria* Dyte

*Balfouria* Parent, 1933: 74. Type-species: *Balfouria acorensis* Parent, 1933: 75 (by monotypy). Preoccupied by *Balfouria* Crosse, 1884 [Mollusca].

*Falbouria* Dyte, 1980: 223. Type-species: *Balfouria acorensis* Parent (automatic). Replacement name for *Balfouria* Parent, 1933.

**Diagnosis (Male).** Face obliterated by contiguous eyes (MSSC); scape of antenna bare, postpedicel subtriangular, apical stylus bi-articulate near base. Acrostichals biseriate, 6 pairs of dorsocentrals. Upper part of proepisternum, in front of anterior spiracle, bare. FII and FIII with row of anterior setae near apex; claws present in all legs, pulvilli of usual normal size (not developed as MSSC). Tg6 pilose, hind margin with strong setae, longer than those on St8; Tg7 and St7 strongly reduced. Hypopygium encapsulated; surstylus as a single lobe; lateral epandrial lobe reduced; cercus short.

**Comments.** In spite of the rows of anterior setae at the apex of FII and III, these are not true pre-apical setae, as those seen in Sympycninae and other subfamilies of Dolichopodidae. Indeed, *Falbouria* shows a typical *Chrysotus*-like habitus and, in most respects, *F. acorensis* could be regarded as a *Chrysotus* with stronger chaetotaxy. Parent’s (1933) claim that two postverticals—“postverticaux” in Parent (1938) are paravertical setae in Cumming and Wood (2009)—were of generic value to separate his genus proved to be misleading, as also displayed by other diaphorines. Strong setae on femora and tibiae seem more useful to recognize the genus while comparing it with species of *Chrysotus* (but see discussion below).

### *Falbouria acorensis* (Parent)

(Figs. 1–7)

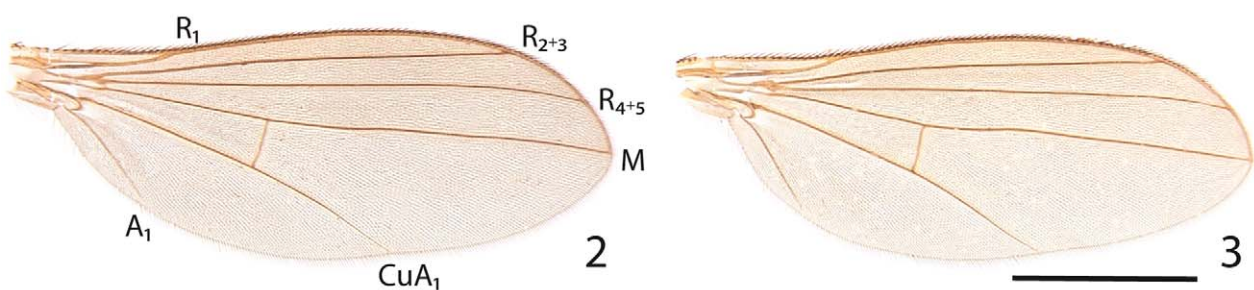
*Balfouria acorensis* Parent, 1933: 75 (fig. 1).

*Falbouria acorensis* (Parent): Dyte, 1980: 223. Grichanov, 2010: figs. 8–9 (habitus of holotype).

**Diagnosis.** As for the genus.

**Material examined. HOLOTYPE** ♂, AZORES, **Pico Island**, Serra Gorda, 24.vii.1929, J. Balfour-Browne leg. (BMNH). **Additional material:** 1♂, 4♀, **São Miguel Island**: 2 km S Pico da Pedra, 37°47'N, 25°35'W, 1.xi.2006 (sweeping undergrowth of deciduous forest) (SMOC); 1♀, Caldeira Velha (near Ribeira Grande), 37°47'N, 25°30'W, 7.ix.2006 (sweeping undergrowth of broadleaved forest) (SMOC); 1♀, same data except Lombadas, Ribeira Grande river, 37°47'N, 25°27'W, 5.ix.2006 (sweeping riverside vegetation) (SMOC); 1♀, Sete Cidades env., 37°51'N, 25°48'W, 31.viii.2006 (sweeping over meadow) (SMOC); 1♂, 1.5 km SE Sete Cidades, 37°51'N, 25°47'W (on refuse heap in mixed forest) (SMOC); 1♀, Sete Cidades, Lagoa Verde, 8.ix.2006 (sweeping undergrowth of deciduous forest) (SMOC); 3♂, Sete Cidades, 17.v.1938 (UZMH); 2♀, same data except Santo

António, Atalhada res., 37°51'N, 25°13'W, 6.ix.2006 (sweeping undergrowth of laurel forest) (SMOC); 1♀, Furnas, 19–21.v.1938 (UZMH); 1♀, Furnas, 23.vii–1.viii.1938 (UZMH); 1♀, Lagoa do Congro, 21.v.1938 (UZMH). **Faial Island:** 1♂, Caldeira, 4.vii.1938 (UZMH). **Flores Island:** 1♀, Caldeira Seca, 21.vi.1938 (UZMH); 1♀, Fazenda Ribeira, 8.vi.1938 (UZMH); 1♀, Mato, 15.vi.1938 (UZMH). **São Jorge Island:** 2♂, Ribeira do Salto, 23.vi.1938 (UZMH); 1♂, Ribeira Funda, 23.vi.1938 (UZMH).



**FIGURES 1–3.** *Falbouria acorensis* (Parent). 1, male habitus. 2–3, wings: 2, male. 3, female. Scale bars: 1.0 mm.

**Re-description. Male** (Fig. 1). Body length, 2.8–3.5 mm. Wing length, 2.8–3.2 mm, width, 1.1–1.2 mm. **Head.** Frons light green, with some bluish reflections, about 0.3 of head width, converging ventrally; face mostly

obliterated by contiguous eyes, reduced to small triangle below antennae, concolorous with frons; eyes with ventral facets enlarged (MSSC); palpus yellow, with black apical seta; proboscis brown, with brownish setulae; pair of divergent, proclinate strong ocellar setae; pair of minute post-ocellar setae; pair of convergent, proclinate strong vertical setae; pair of paravertical setae, almost as long as dorsalmost post-oculars; single row of white post-oculars, 7 dorsalmost post-oculars black. Antenna light brown; dorsal surface of scape bare; pedicel with crown of apical setae, dorsalmost longer; postpedicel sub-triangular, pubescent; arista-like stylus bi-articulated near base, also pubescent. **Thorax.** Mesonotum and most of anepisternum and anepimeron metallic green with coppery reflections, with some pruinosity laterally; katepimeron brownish; metepimeron yellow. Acrostichal setae distinctly biseriate, extending to fifth pair of dorsocentrals; 6 pairs of dorsocentrals; scattered setulae on anterior surface of scutum, around second pair of dorsocentrals; 1 strong and 2 smaller post-pronotals; upper part of proepisternum, in front of anterior spiracle, bare, lower part with 2 setae, ventral one stronger; 1 pre- and 1 sutural intra-alar setae; 1 pre- and 2 post-sutural supra-alar setae; 1 post-alar and 1 tiny hair anteriorly; 2 notopleurals; pair of strong medial scutellars and 1 pair smaller laterad, about one fourth length of medial scutellars. **Wing** (Fig. 2). Membrane hyaline, slightly brownish anteriorly, veins brown. C ending at wing apex.  $R_1$  ending at basal fifth.  $R_{2+3}$  ending at apical 4/5.  $R_{4+5}$  and M slightly diverging at apex. CuAx ratio: 0.3.  $A_1$  present. Anal angle undeveloped. Lower calypter and halter yellowish. **Legs.** I: 42, 36, 29, 10, 9, 6, 4. II: 49, 48, 28, 14, 10, 6, 3. III: 59, 60, 18, 17, 11, 6, 4. Mostly yellow, CxII, apical 1/4 of FIII, apex of tibia III, and tarsus III brown. Claws present in all legs; pulvilli undeveloped. **I.** Anterior surface of CxI covered by black setae, lateral margin and outer edge with stronger setae; FI with 1–2 small anterior setae at apex; tibia I with 2–4 dorsal setae, 1 antero-dorsal seta at basal fourth, 2 small ventral setae on apical half and 3 small apical setae;  $It_1$  with short ventral setae. **II:** FII with row of 4 conspicuous anterior setae on apical half and 1 postero-ventral at apex; tibia II with 4–5 antero-dorsal setae, 3–4 postero-dorsal setae, 2 ventral setae on apical half and 4 apicals;  $It_1$  with short ventral setae. **III:** CxIII with 1 large lateral setae at base and 1 smaller at apex; FIII with 3–4 conspicuous anterior setae on apical 1/4, with row of antero-ventral setae, 3 apicalmost setae stronger; tibia III with 3–4 antero-dorsal setae, 4–5 postero-dorsal setae and 4 apicals; ventral surface with row of 5–6 more conspicuous setae. **Abdomen.** Cylindrical, Tg1–3 yellow (sometimes only Tg1 or Tg1–2), otherwise shining dark green, with coppery reflections; St1–5 brownish, St1 lighter, St6 concealed. Tg1–6 covered by black setae, those on hind margins longer (setae on Tg6 extending beyond apex of abdomen and longer than setae on St8; Fig. 1). St8 only with short setae, without strong bristles (as in species of *Diaphorus*). **Hypopygium** (Figs. 4–5). Globular, brown, partially hidden by Tg6, foramen left lateral. Surstylus as a single lobe (=VSur), laterally flattened, with a small, drop-like spine at apex. Lel reduced, with 3 setae. Dorsal surface of distal part of phallus rugose; proximal end of phallus with a short projection, arising dorsad sperm pump. Pgon pilose, extending between cerci. Cercus short, brownish.

**Female.** Body length, 2.8–3.5 mm. Wing length, 2.7–3.7 mm, width, 1.1–1.4 mm. Similar to male except for MSSC and as noted. **Head.** Face pruinose, as broad as narrowest width of frons; palpus brown, covered by black setulae. Antennal postpedicel trapezoid. **Wing** (Fig. 3). **Legs.** I: 40, 37, 22, 10, 6, 4, 3. II: 50, 49, 28, 12, 9, 5, 3. III: 61, 60, 18, 13, 9, 5, 4. **Abdomen.** Narrowing towards apex, yellow band restricted to lateral margins of Tg1–2. Setae on hind margin of Tg5 brownish and delicate. **Oviscapt** (Figs. 6–7). Tg8 and St8 divided into two rod-like sclerites; acanthophorites with 3 spines and 1 lateral seta each.

**Comments.** As stated above, part of the material examined in this paper was misidentified by Frey (1945) as the Afrotropical dolichopodid species *Chrysotus xanthoprasius*. Hence, records of that species (as “*C. xanthoprasinus*”) from Azores by Negrobov (1991) and Yang *et al.* (2006) should be corrected. Apparently, this also applies to the Italian records for this species (C.E. Dyte, unpublished manuscript). Therefore, *C. xanthoprasius* must no longer be regarded as having a Palaearctic extension.

## Discussion

Maslova and Negrobov (1996) placed *Falbouria* in the Argyrini (*sensu* Negrobov 1986), but this is not supported by the re-description of the type-species of the genus made here. General external morphology as well as hypopygial characters of *F. acorensis* show a number of features shared with *Achradocera* Becker, *Chrysotus* Meigen and *Lyroneurus* Loew. Some of these features have been used by Robinson and Vockeroth (1981) to distinguish *Chrysotus* and *Achradocera* from *Diaphorus* Meigen (see couplet 16 in their key), such as the upper



part of proepisternum bare, male face narrowed or parallel-sided, male Tg6 setose, sometimes with strong marginal setae, and setae on St8 not longer nor stronger than those on Tg6. Additionally, hypopygial characters seen in *Falbouria* and regarded as apomorphic within the diaphorines (*sensu* Ulrich 1981) are also found in *Achradocera*, *Chrysotus* and *Lyroneurus*. These include epandrial lobe reduced, dorsal lobe of the surstylus absent, ventral lobe of the surstylus usually with an apical spine, postgonites pilose, and proximal part of the phallus with a short projection. So there is no doubt about *Falbouria* being a Diaphorinae.

The fact that *Falbouria* probably belongs to a clade with these other diaphorine genera, but does not fit into the diagnoses neither of *Achradocera* nor of *Lyroneurus* raises the question of keeping *Falbouria* as a separate genus or merging it into *Chrysotus*. This decision actually involves the problem of circumscription of *Chrysotus*, a still ill-defined genus, with about 300 species worldwide. Part of this problem has to do with the recognition of a clade within the genus *Chrysotus* including its type-species, the Palaearctic *Musca nigripes* Fabricius. The type-specimen of this species, however, is presently unrecognizable: there is a single wing of the type left on the pin (currently housed in the Natural History Museum of Denmark, Copenhagen; T. Pape, pers. comm.). The designation of a neotype would help to fix the identity of this species, but in the presence of a type, even if unrecognizable, an application to the I.C.Z.N. would be mandatory. This is, of course, beyond the scope of this paper. Some remarks on the identity of *Musca nigripes*, however, can be made here in order to shed at least some light on the systematic position of *Falbouria*.

Kowarz (1875) (about dating of Kowarz's works, see Pont 2011), while describing *Chrysotus varians* Kowarz, noted similarities between his species and Meigen's concept of *C. nigripes*. He considered that Meigen's interpretation of Fabricius' species was likely based on a mix of specimens of *C. microcerus* Kowarz and *C. varians*—currently synonyms of *C. gramineus* Fallén (Negrobov 1991). In his words (Kowarz 1875: 472):

“*Chr. nigripes* F. bei Meigen scheint mir eine Mischart von *Chr. microcerus* m[ihi]. und obigem [*Chr.*] *variens* zu sein; Meigen's Beschreibung wenigstens passt viel eher auf die beiden letztgenannten als auf irgend eine andere der bisher bekannten Arten, besonders aber auf [*Chr.*] *variens*, wenn man die „metallisch grüne“ Körperfärbung und die „ziegelrothe oder rostgelbe“ Färbung der Hinterbeine auf das Männchen desselben bezieht. Ich war desshalb im Zweifel, ob für [*Chr.*] *varipes* [*sic*, =*nigripes*] nicht der ältere Fabricius'sche Name zu wählen sei (...)

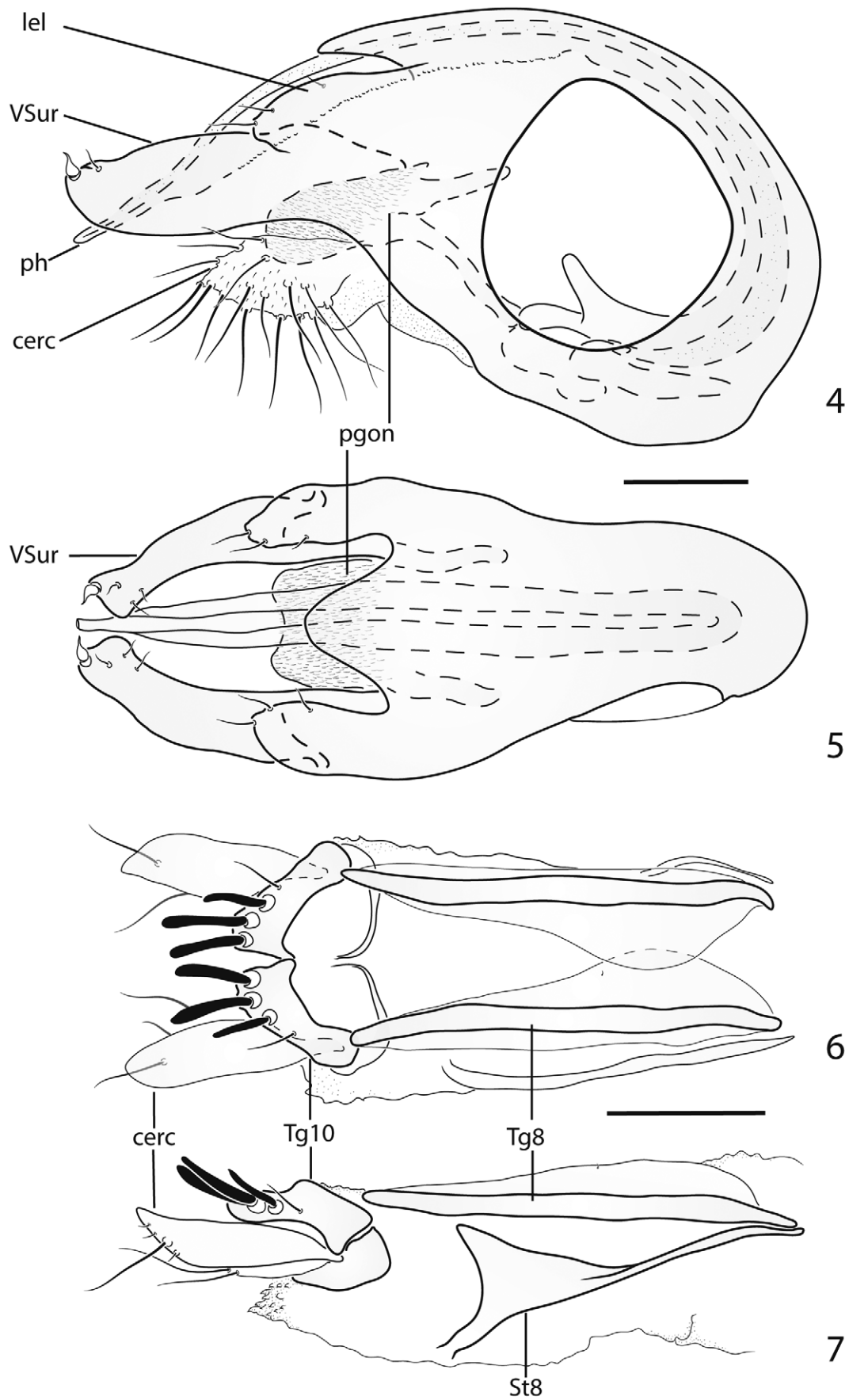
[“*Chr. nigripes* F. as recognized by Meigen seems to me a mixed species of *Chr. microcerus* m[ihi]. with the above described [*Chr.*] *variens*; Meigen's description at least fits much more in both above mentioned than any other of the known species, but particularly in [*Chr.*] *variens*, when the “metallic green” body colour and the “brick-red or the rust-yellow” colour of the hind legs refers to males of that species. I was, hence, in doubt if the older Fabricius' name *varipes* [*sic*, =*nigripes*] should not be chosen (...)

Kowarz (1875) proceeds with his inspection considering Fabricius' (1794) description of *Musca nigripes* itself, concluding that both *Chrysotus laesus* Wiedemann and *C. amplicornis* Zetterstedt fit better with Fabricius' description of *C. nigripes*:

“(…) da jedoch sowohl die Benennung als auch die Beschreibung Fabricius' (...) höchstens auf *Chr. laesus* Wied. oder auf *Chr. amplicornis* Ztt., nicht aber auf die von Meigen beschriebene Art hindeutet, und weil mir die Bestimmung Wiedemann's nicht genügende Sicherheit bot, so entschied ich mich für einen neuen Namen.”

[“(…) however, because Fabricius' designation and description fit better in *Chr. laesus* Wied. or in *Chr. amplicornis* Ztt., rather than Meigen's species, and also because Wiedemann's determination [of *Chr. laesus*] does not seem safe enough to me, I decided to propose a new name.”]

Based on Kowarz's (1875) considerations, it seems reasonable to assume that Fabricius' *Musca nigripes* may be a senior-synonym of *Chrysotus laesus* (*C. amplicornis* as synonym; see Negrobov 1991). Indeed Negrobov (1991) listed Fabricius' species under *C. laesus* as “a questionable synonym”, while Yang *et al.* (2011) treated both as synonyms.



**FIGURES 4–7.** *Falbouria acorensis* (Parent). 4–5, male hypopygium: 4, left lateral. 5, ventral. 6–7, female oviscapt: 6, dorsal. 7, lateral. Scale bars: 0.1 mm.

Wei and Zhang (2010) revised and re-defined Negrobov's (1980) *laesus*-group of *Chrysotus*, and considered the posterior angular projection of the epandrium as a major diagnostic feature, apomorphic in all these species. We studied specimens of *C. gramineus* from England and Germany, and confirmed that this species also possesses the angular projection of the epandrium (although not so pronounced), contrasting with the illustration by Kahanpää and Grichanov (2006: fig. 1b). If confirmed that *C. gramineus* shows some variation of this character, the species can also be regarded as belonging to the *laesus*-group *sensu* Wei & Zhang (2010). As such, both suspicions of Kowarz (1875) about the identity of *Musca nigripes* would lead to its inclusion in the *laesus*-group, most probably *C. laesus* itself. Therefore it seems justifiable to regard the Palaearctic *laesus*-group as the core clade of *Chrysotus* for taxonomical purposes, very likely including the unrecognizable type-species of the genus. Maybe synonymization of *Musca nigripes* under *C. laesus* proves to be warranted in the future, in order to preserve the well-established usage of *C. laesus* over Fabricius' name priority.

*Falbouria* clearly does not fit in the diagnosis of the *laesus*-group (*sensu* Wei & Zhang 2010). The angular epandrial projection and apical phallic modifications (another apomorphic condition in the group and also in *C. gramineus*) are both absent in *F. acorensis* (Figs. 4–5). Besides, setae on the posterior margin of Tg6 longer than those arising from St8 are seen in some Neotropical species of *Chrysotus*—as *C. angustifrons* (Robinson), *C. robustus* (Robinson), and *C. wirthi* (Robinson) (see Capellari & Amorim 2010)—and in *Falbouria* (Fig. 1), but not in any species of the *laesus*-group. Robinson (1964) noted that these setae are very likely valuable as evidence of relationships. These conditions seem to be obviously apomorphic, but acceptance of a clade including *Falbouria* and the above mentioned Neotropical species of *Chrysotus* still depends on a wider study of the genus. Particularly *F. acorensis* displays long setae covering body as a whole and, as such, interpretation on the setation of Tg6 could be biased, i.e., this apomorphy could be convergent. We have also examined specimens identified by Richard Frey as *Chrysotus barretoii* Becker from Madeira Island (UZMH), which he supposed to be close to his "*Chrysotus xanthoprasius*" (Frey 1945), but they lack long marginal setae on Tg6 and major conspicuous setae on legs as well. This condition was also verified in one unidentified species of *Chrysotus* from São Miguel Island (SMOC).

The conclusion so far is that the type-species of *Falbouria* probably does not belong to the core clade of *Chrysotus* (i.e., including the type-species of the genus), and *F. acorensis* better fits elsewhere, in one of the other species groups of *Chrysotus*. This evidently makes *Chrysotus* paraphyletic, but the genus is already paraphyletic regarding other diaphorine genera, as *Achradocera* (Bickel 2000) and *Lyroneurus* (Capellari & Amorim 2010). Even though we do not conceptually endorse the presence of paraphyletic taxa in classifications, making *Falbouria* synonym of *Chrysotus* without a comprehensive study of the latter would reduce the information now available within the group, with no real benefit to the overall classification of the subfamily. So for the time being we suggest keeping the generic status of *Falbouria*. The division of *Chrysotus* in the future into smaller, monophyletic subgroups with generic status probably will demand the use of the name *Falbouria*. Further investigation on other species from the Macaronesian region may show if any of them are close to *F. acorensis*, nested in a clade aside from the core group of *Chrysotus*.

## Acknowledgements

Dan Bickel (Australian Museum, Sydney) shared his copy of the unpublished manuscript by C.E. Dyte. He and Scott Brooks (Canadian National Collection, Ottawa) provided useful suggestions on an early version of the manuscript. Jindřich Roháček (SMOC) and Pekka Vilkkamaa (UZMH) facilitated loan of specimens. Peter Chandler (England) and Hans Meyer (Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Germany) kindly donated specimens of Palaearctic *Chrysotus gramineus* and *C. laesus* for examination. Erica McAlister (BMNH) facilitated access to the holotype of *Falbouria acorensis*. Thomas Pape (Natural History Museum of Denmark) provided valuable information on Fabricius' type of *Musca nigripes*. Neal Evenhuis (Bishop Museum, Hawai'i) helped with dating of Kowarz's work. Maria Isabel P.A. Balbi carefully prepared the specimens for examination. During preparation of this paper, RSC benefited from FAPESP grants 2003/10274-9 and 2008/58224-3, while DSA was supported by a research fellowship from CNPq (314371/2009-5).

## References

- Bezzi, M. (1906) Ditteri Eritrei raccolti dal Dott. Andreini e dal Prof. Tellini. Parte prima. Diptera orthorrhapha. *Bullettino della Societa Entomologica Italiana*, 37, 195–304.
- Bickel, D.J. (2000) New World *Achradocera* in Hawai'i, Tonga, and French Polynesia, with discussion of the genus (Diptera: Dolichopodidae). *Bishop Museum Occasional Papers*, 64, 14–20.
- Capellari, R.S. & Amorim, D.S. (2010) Re-description and new combination of five New World species of *Chrysotus* Meigen, with comments on the Neotropical genus *Lyroneurus* Loew (Diptera: Dolichopodidae). *Zootaxa*, 2520, 49–65.
- Crosse, H. (1884) Faune malacologique terrestre et fluviatile des îles de Socotra et d'Abd-el-Goury. *Journal de Conchyliologie*, 32, 341–375.
- Cumming, J.M. & Wood, D.M. (2009) Adult morphology and terminology. In: Brown, B.V. Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M., Woodley, N.E. & Zumbado, M.A. (eds.) *Manual of Central American Diptera*, Volume 1, NRC Research Press, Ottawa, pp. 9–50.
- Dyte, C.E. (1980) Some replacement names in the Dolichopodidae (Diptera). *Entomologica Scandinavica*, 11, 223–224.
- Fabricius, J.C. (1794) *Entomologia systematica emendata et aucta. Secundum classes, ordines, genera, species, adjectis, synonymis, locis, observationibus, descriptionibus*. Vol. 4. Hafniae [= Copenhagen], 472 pp.
- Frey, R. (1945) Tiergeographische Studien, über die Dipterenfauna der Azoren. 1. Verzeichnis der bisher von den Azoren bekannten Dipteren. Unter Mitwirkung von H. Schmitz, R. Storå und L. Tiensuu. *Commentationes Biologicae*, 8(10), 1–114.
- Grichanov, I.Ya. (1998) Two new species of *Urodolichus* Lamb (Diptera: Dolichopodidae) from Madagascar. *An International Journal of Dipterological Research*, 9(1), 23–26.
- Grichanov, I.Ya. (2010) *Aphasmaphleps*, a new genus of long-legged flies from Senegal, with a key to the genera of Afrotropical Diaphorinae (Diptera: Dolichopodidae). *African Invertebrates*, 51(2), 405–412.
- Kahanpää, J. and Grichanov, I.Ya. (2006) Dolichopodidae (Diptera) new for the fauna of Finland. *Entomologica Fennica*, 17(2), 73–78.
- Kowarz, F. (1875) Die Dipteren-Gattung *Chrysotus* Meig. *Verhandlungen der Kaiserlich-königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 24 [1874], 453–478.
- Maslova, O.O. & Negrobov, O.P. (1996) Phylogeny of the subfamily Diaphorinae (Dolichopodidae, Diptera). In: Prostackov, N.I. (ed.), *Sostoyanie i problemy ekosistem Srednego Podon'ya*, 9, 94–96. [in Russian].
- Negrobov, O.P. (1980) A revision of palaeartic species of the genus *Chrysotus* Mg. (Diptera, Dolichopodidae), I. *Ch. cilipes* Mg. and *Ch. laesus* Wied species groups. *Entomologicheskoye obozreniye*, 59(2), 415–420.
- Negrobov, O.P. (1986) On the system and phylogeny of flies of the fam. Dolichopodidae. *Entomologicheskoye obozreniye*, 65 (1), 182–186. [in Russian] (English translation in *Entomological Review*, 66 (1987), 16–20)
- Negrobov, O.P. (1991) Family Dolichopodidae. In: Sóos, Á. & Papp, L. (eds.) *Catalogue of Palaearctic Diptera. Volume 7. Dolichopodidae–Platyezidae*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 11–139.
- Parent, O. (1933) Quelques espèces nouvelles de Diptères Dolichopodides de la région paléarctique. *Annales de la Société Scientifique de Bruxelles (B)*, 53, 74–78.
- Parent, O. (1934) Espèces nouvelles de Diptères Dolichopodides. *Encyclopédie Entomologique (B II) Diptera*, 7, 113–140.
- Parent, O. (1938) Diptères dolichopodides. *Faune de France*, 35, 1–720.
- Pont, A.C. (2011) A review of the Diptera described by Ferdinand Kowarz (1838–1914) or described from Kowarz's collecting. *Myia*, 12, 17–112.
- Robinson, H. (1964) A synopsis of the Dolichopodidae (Diptera) of the southeastern United States and adjacent regions. *Miscellaneous publications of the Entomological Society of America*, 4(4), 103–192.
- Robinson, H. & Vockeroth, J.R. (1981) Dolichopodidae. In: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R. & Wood, D.M. (Co-ords.) *Manual of Nearctic Diptera*, Vol. 1. Agriculture Canada Monograph, 27, pp. 265–639.
- Ulrich, H. (1981) Zur systematischen Gliederung der Dolichopodiden (Diptera). *Bonner zoologische Beiträge*, 31(3–4), 385–402.
- Wei, L. & Zhang, L. (2010) A taxonomic study on *Chrysotus* Meigen (Diptera: Dolichopodidae) from southwest China: descriptions of eleven new species belonging to the redefined *C. laesus*-group. *Zootaxa*, 2683, 1–22.
- Yang, D., Zhang, L.L., Wang, M.Q. & Zhu, Y.J. (2011) *Fauna Sinica Insecta Vol. 53. Diptera Dolichopodidae*. Science Press, Beijing. 1912 pp. [in Chinese, with English summary]
- Yang D., Zhu Y.J., Wang M. & Zhang L.L. (2006) *World Catalog of Dolichopodidae (Insecta: Diptera)*. China Agricultural University Press, Beijing, 704 pp.

**Anexo 6:** Capellari, R.S. & Grichanov, I.Ya. 2012. Review of the Afrotropical genus *Aphasmaphleps* Grichanov (Diptera: Dolichopodidae). **African Invertebrates** 53: 35-46.

## Review of the Afrotropical genus *Aphasmaphleps* Grichanov (Diptera: Dolichopodidae)

Renato S. Capellari<sup>1\*</sup> and Igor Ya. Grichanov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Departamento de Biologia, Av. Bandeirantes 3900, Ribeirão Preto, SP, 14040–901 Brazil; rscapellari@gmail.com

<sup>2</sup>All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo 3, St Petersburg, Pushkin, 189620 Russia; grichanov@mail.ru

\*Corresponding author

### ABSTRACT

The Afrotropical genus *Aphasmaphleps* Grichanov is reviewed. The type-species, *A. bandia* Grichanov, is redescribed based on material from Botswana and Tanzania, and three new species are described from Madagascar: *A. bickeli* sp. n., *A. paulyi* sp. n. and *A. stuckenbergi* sp. n. Females of the genus are reported for the first time, and hypopygial and oviscapt morphologies are described and illustrated in detail. A key to all named species of *Aphasmaphleps* is provided, and the systematic position of the genus among the diaphorines is briefly discussed.

KEY WORDS: Diptera, Dolichopodidae, Diaphorinae, *Aphasmaphleps*, Afrotropical Region, Botswana, Madagascar, Tanzania, review, new species, identification key, male secondary sexual characters.

### INTRODUCTION

Diaphorinae Schiner, 1864 is one of the most diverse subfamilies of Dolichopodidae, nevertheless its boundaries are not precisely defined. Yang *et al.* (2006) assigned 18 genera to the Diaphorinae, with about 830 described species, but their circumscription remains heterogeneous and some genera were also referred to other subfamilies, such as Rhapsiinae Bigot, 1852 and Sympycninae Aldrich, 1905 (e.g., Foote *et al.* 1965; Dyte & Smith 1980; Ulrich 1981). Actually the Rhapsiinae were sometimes regarded as close to the Diaphorinae (Robinson 1970; Bickel 1999), and the “*Argyra* group of genera” (Negrobov 1986) is remarkable in having disputable position between both subfamilies. Ulrich (1981) restricted the concept of Diaphorinae, transferring the *Argyra* group of genera—*Argyra* Macquart, *Keirosoma* Van Duzee, *Pseudargyra* Van Duzee and *Somillus* Brèthes—to the Rhapsiinae, while Negrobov (1986) placed them in his newly erected tribe Argyrini Negrobov, 1986 (within Diaphorinae), later including *Falbouria* Dyte in that tribe (Maslova & Negrobov 1996). Following Negrobov’s tribal classification (Negrobov 1986, 1991; Maslova & Negrobov 1996), Grichanov (1998a, b, c) transferred the genera *Urodolichus* Lamb (Grichanov 1998a), *Dactylonotus* Parent (Grichanov 1998b) and *Acropsilus* Mik (Grichanov 1998c) to the Argyrini, but later (Grichanov & Mostovski 2009) recognized that *Acropsilus*, *Dactylonotus*, *Somillus* and *Urodolichus* together would deserve a separate tribe or even subfamily.

The Afrotropical Diaphorinae (*sensu* Yang *et al.* 2006) currently counts 66 described species distributed in ten genera, viz. *Achradocera* Becker, *Aphasmaphleps* Grichanov, *Argyra*, *Chrysotus* Meigen, *Cryptophleps* Lichtwardt, *Dactylonotus*, *Diaphorus* Meigen, *Nurteria* Dyte & Smith, *Shamshevia* Grichanov, and *Trigonocera* Becker (Yang *et al.* 2006; Grichanov 2006, 2010, 2011, 2012a; Grichanov & Mostovski 2009). Nevertheless the Afrotropical species of *Achradocera* probably belong elsewhere, and hence the genus is restricted to the Neotropics with secondary Polynesian introduction (Bickel 2000).

The genus *Nurteria* possesses several features of Sympycninae (Grichanov 2010) and was probably correctly referred to that subfamily by Ulrich (1981).

We here review the formerly monotypic Afrotropical genus *Aphasmaphleps*. The type species, *A. bandia*, is redescribed and three new species are described from Madagascar. New data have allowed revising the systematic position of *Aphasmaphleps* among the diaphorine genera.

#### MATERIAL AND METHODS

The morphological nomenclature follows mainly Cumming and Wood (2009). The body length was measured from the insertion of the antenna to the apex of the hypopygium in males and to posterior margin of the fifth tergite in females. The wing length was measured from the wing base to its apex, and the width was measured at the widest point of the wing, both measurements given as ranges. Measurements for antennomeres and podomeres are representative ratios, given in the following order: scape, pedicel, postpedicel, 1<sup>st</sup> stylomere, 2<sup>nd</sup> stylomere; and trochanter+femur, tibia, tarsomeres 1, 2, 3, 4, 5. CuAx proportion is calculated as a ratio of the discal medial-cubital crossvein length to the length of the distal section of the cubital vein.

The following abbreviations are used in this paper: I, II, III: pro-, meso-, metathoracic legs; A<sub>1</sub> – anal vein; C – costal vein; cerc – cercus; CuA – basal part of anterior branch of cubital vein; Cx – coxa; *dm-cu* – discal medial-cubital crossvein; Dsur – dorsal lobe of surstylus; F – femur; lel – lateral epandrial lobe; M – medial vein; MSSC – male secondary sexual character(s); pgon – postgonite; R – radial vein; St – sternite; T – tibia; Tg – tergite; t<sub>1-5</sub> – tarsomeres 1–5; Vsur – ventral lobe of surstylus. In describing the hypopygium, ‘dorsal’ and ‘ventral’ refer to the morphological position prior to the rotation and flexion of the genitalia; as such, the top of the drawing is ventral, and the bottom is dorsal. Characters common to all species are listed in the diagnosis of the genus and are not repeated in species descriptions.

The material used in this study is deposited in the following institutions: Australian Museum, Sydney, Australia (AMS), California Academy of Sciences, San Francisco, US (CAS), Iziko Museums, Cape Town, South Africa (SAMC), National Museum of Natural History, Paris, France (MNHN), Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels (ISNB), and Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgium (MRAC).

#### TAXONOMY

##### Genus *Aphasmaphleps* Grichanov, 2010

*Aphasmaphleps* Grichanov, 2010: 406. Type-species: *Aphasmaphleps bandia* Grichanov, by original designation.

Diagnosis (modified from Grichanov 2010): Small diaphorines, bluish green with copper reflections and little pruinosity.

##### *Male.*

*Head.* Face obliterated by contiguous eyes (MSSC). Antenna sexually dimorphic, longer in male. Antennal scape bare, arista-like stylus dorso-apical, at least twice longer than head height (MSSC).

*Thorax.* Acrostichals biseriata, 5 pairs of dorsocentral setae; upper part of proepisternum, in front of anterior spiracle, with 1 seta. Scutellum with single pair of setae (lateral setae absent).

*Wing.* C ending beyond  $R_{4+5}$  but not reaching M, M evanescent, and  $R_{4+5}$  and M slightly divergent at apex (in *A. bickeli* sp. n. and *A. stuckenbergi* sp. n., C ends in M, M is strong, and  $R_{4+5}$  and M are parallel); crossvein *dm-cu* always moved basally (CuAx proportion  $\leq 0.1$ ).

*Legs.* Fore tarsomeres slightly thickened, with ventral pad of short white hairs,  $It_{4-5}$  with longer dorsal setae at apex,  $It_5$  with enlarged pulvilli and claws absent (MSSC); pulvilli and claws of mid and hind legs unmodified.

*Abdomen.* Covered by short vestiture of black setae; Tg6 pilose. Tg7 and St7 greatly reduced. St8 with short vestiture and 2 conspicuous setae at margin.

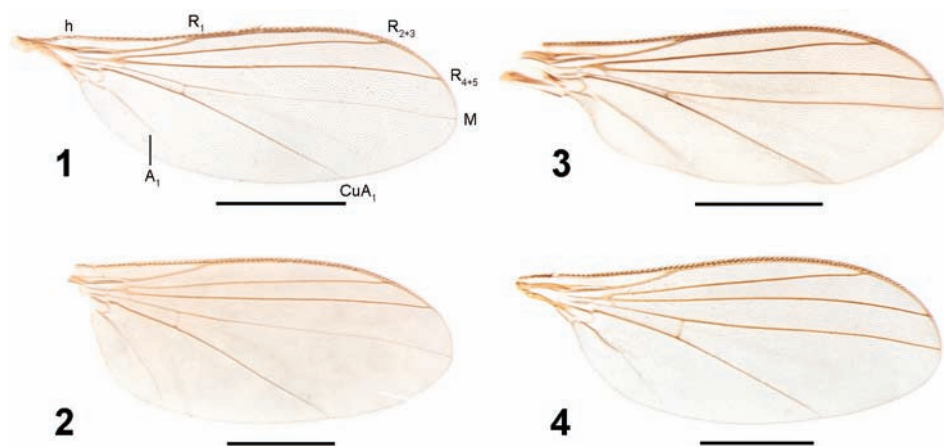
*Hypopygium.* Epandrium globose, foramen left lateral, near dorsal margin; hypandrium and phallus simple, without ornamentation; lateral epandrial lobe short, with two apical setae and one basiventral seta posteriad; surstylus divided into two lobes; postgonite present; cercus short.

#### *Female.*

Similar to male. Antenna shorter. *Oviscapt*: posterior margin of St8 moved ventrally; hemitergites of Tg10 each with 3 or 4 thick spines.

Comments: The availability of additional material of *A. bandia* and discovery of new species allowed revisiting some of the characters, which had been previously regarded by Grichanov (2010) to be of generic value and used to establish his new genus. The wing venation proved to be not always modified as in *A. bandia* and *A. paulyi* sp. n., with evanescent vein M and  $R_{4+5}$  and M slightly diverging apically. Additionally, some of the MSSC seem to be synapomorphic to all species in the genus: eyes touching below antennae, antennal stylus elongate (about  $0.8\times$  of the body length) and fore tarsomeres modified, including enlarged pulvilli and reduced claws.

The presence of all three new species in one Malaise trap (at Morondava locality) is rather remarkable, and it is likely that many more species are to be described in the future. The new species cannot be subspecies or phenotypes of *A. bandia*, which is not found on Madagascar, due to distinct MSSC on antenna, wing and/or mid tarsus. It is



Figs 1–4. Wings of *Aphasmaphleps* spp., permanent slides: (1, 2) *A. bandia* Grichanov, male (1), female (2); (3, 4) *A. bickeli* sp. n., male (3) female (4). Scale bars = 0.5 mm. See Material and Methods for explanation of abbreviations.



quite probable that we observe an early stage of sympatric speciation in *Aphasmaphleps*; the process is not uncommon on Madagascar and adjacent islands even for dolichopodid flies (e.g., Grichanov 2003). This is also suggested by the very similar hypopygial morphology shown by all species.

Key to species of *Aphasmaphleps* based on male characters

- 1 Vein M reduced to a faint trace;  $\text{II}t_1$  with anterior and ventral rows of stiff hairs,  $\text{II}t_2$  about half as long as  $\text{II}t_3$ ; distal stylomere of arista-like stylus about 7× as long as basal stylomere ..... 2
  - Vein M distinct;  $\text{II}t_1$  without rows of stiff hairs;  $\text{II}t_2$  about as long as  $\text{II}t_3$ ; distal stylomere of arista-like stylus about 4× as long as basal stylomere ..... 3
- 2 Arista-like stylus with apical flag (Fig. 5)..... **paulyi** sp. n.
  - Arista-like stylus without apical flag (Grichanov 2010, fig. 3)..... **bandia** Grichanov
- 3 Arista-like stylus with apical flag (Fig. 7)..... **bickeli** sp. n.
  - Arista-like stylus without apical flag (Fig. 6)..... **stuckenbergi** sp. n.

***Aphasmaphleps bandia*** Grichanov, 2010

Figs 1, 2

*Aphasmaphleps bandia*: Grichanov 2010: 407, figs 1–7.

Diagnosis: Male. Antennal stylus without apical lamella. Distal stylomere of arista-like stylus about 7× as long as basal stylomere. Veins  $R_{4+5}$  and M slightly diverging apically, M evanescent.  $\text{II}t_1$  with ventral and anterior rows of stiff hairs,  $\text{II}t_2$  shorter than  $\text{III}t_3$ .

Redescription:

*Male*.

Body length 1.4–1.9 mm. Antenna 1.3–1.4 mm. Wing 1.5–1.6 mm long, 0.5–0.6 mm wide.

*Head*. Spherical, frons as large as third of head width, bluish green; face obliterated by contiguous eyes with enlarged ventral facets; palpus and proboscis brownish without conspicuous setae (often hidden by eyes); pair of strong and slightly divergent ocellar setae, and pair of short post-ocellar setae posteriad; pair of strong proclinate vertical setae, and pair of paraverticilar setae; a row of pale simple postocular setae except for the black dorsal ones, occiput flat, ventrally with some sparse pale setae. Antenna: 10, 5, 9, 14, 98; scape and pedicel slightly flattened laterally, brownish yellow, darker dorsally; scape subconical, pedicel shorter than scape and cylindrical, and with apical crown of setae, the dorsalmost longer; postpedicel subtriangular, brown, shortly pilose; stylus long, 2<sup>nd</sup> stylomere 7× as long as 1<sup>st</sup> stylomere.

*Thorax*. Bluish green, with little pruinosity; setae black. Acrostichals short, in 2 irregular rows; 1 pre- and 1 sutural intra-alar setae; 1 pre- and 2 postsutural supra-alar setae; 1 postalar; 2 notopleurals; 1 strong and 2 tiny postpronotal setae; lower surface of proepisternum with 1 or 2 setae; upper part of proepisternum with 1 small seta in front of anterior spiracle.

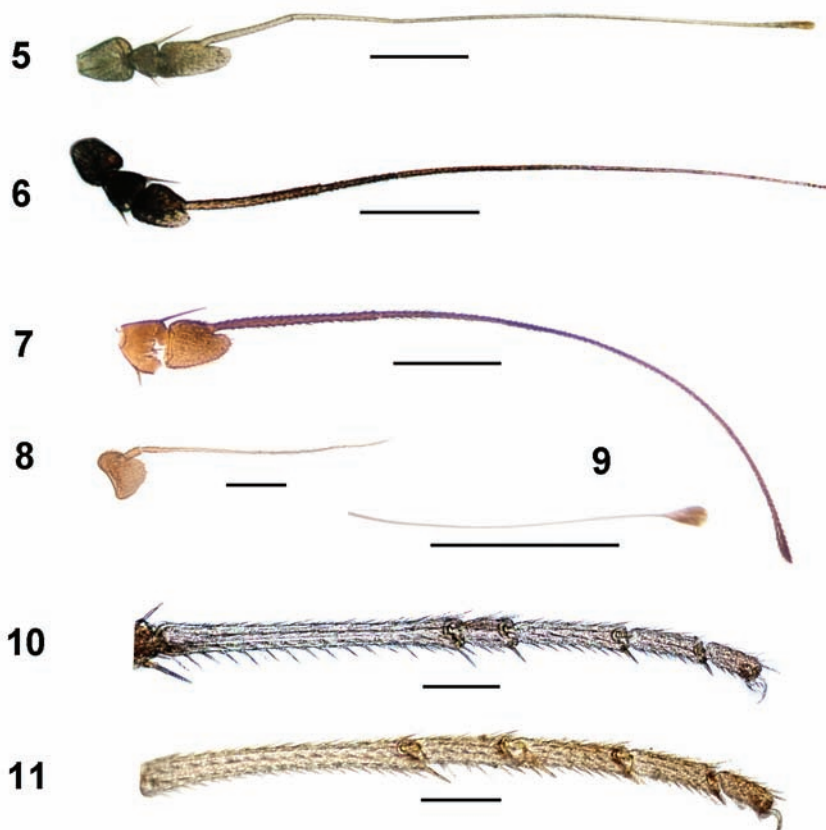
*Wing* (Fig. 1). Membrane hyaline, veins brown except noted. C ending at wing apex, between  $R_{4+5}$  and M;  $R_1$  ending at basal third of wing;  $R_{2+3}$  ending at apical fourth of

wing;  $R_{4+5}$  ending before wing apex,  $R_{4+5}$  and M slightly diverging, M evanescent towards apex, after *dm-cu*, and slightly convex anteriorly; *dm-cu* very short, CuAx proportion 0.04;  $A_1$  present as a fold; anal angle undeveloped. Lower calypter yellow with brownish cilia, haltere yellow.

*Legs*. I: 1.9, 1.9, 0.5, 0.3, 0.2, 0.2, 0.1. II: 2.3, 2.7, 1.2, 0.2, 0.4, 0.3, 0.2. III: 2.8, 2.9, 0.8, 0.8, 0.5, 0.3, 0.2. Lateral of CxII, base of CxIII and tips of tarsi II and III, light brown, legs otherwise light yellow. Legs devoid of major setae. CxI with 2 or 3 strong white distolateral setae and some smaller white setae on apical edge. CxII with white setae on anterior surface; TII with strong anterodorsal seta on apical  $\frac{1}{3}$ , and 4 apical setae; tarsus II modified (MSSC):  $IIt_1$  with ventral and anterior rows of stiff hairs (MSSC), and with 2 anterior setae at apex,  $IIt_2$  shortened (MSSC). CxIII with white seta at base; TIII with 1 or 2 small dorsal setae at middle, and 4 short apical setae.

*Abdomen*. Tergites greenish with copper reflection, sternites brownish, St3–4 paler.

*Hypopygium* (Grichanov 2010, fig. 7). Hypandrium and phallus curved and extending to the level of ventral lobe of surstylus; VSur with some small apical setae and one



Figs 5–11. Antennae and tarsi of *Aphasmaphleps* spp., transmitted light: (5–9) antennae: *A. paulyi* sp. n., male (5); *A. stuckenbergi* sp. n., male (6); *A. bickeli* sp. n., male (7) and female (8); (9) *A. sp. A.*, apex of male stylus; (10, 11) male mid tarsus: *A. paulyi* sp. n. (10), *A. stuckenbergi* sp. n. (11). Scale bars = 0.2 mm (5, 6), 0.1 mm (7–11).

more conspicuous dorsal seta near middle; DSur shorter than VSur, with small apical setae and 2 or 3 more conspicuous dorsal setae; postgonite curved and projected beyond level of lateral epandrial lobe.

*Female.*

Body length 1.4–1.6 mm. Wing 1.5–2.1 mm long, 0.6–0.7 mm wide. Very similar to male, except as noted. Face not obliterated ventrally by contiguous eyes, 0.25 head width; palpus brown. Antenna: 6, 5, 7, 2, 42; postpedicel shorter than in males, trapezoid; stylus shorter than in males, of normal size, bi-articulated at base. *Wing* (Fig. 2). C ending in  $R_{4+5}$ , before wing apex; *dm-cu* longer, CuAx proportion 0.1;  $A_1$  stronger, anal angle developed. *Legs*. I: 1.8, 1.6, 0.6, 0.3, 0.2, 0.2, 0.1. II: 2.2, 1.9, 1.0, 0.5, 0.4, 0.3, 0.2. III: 2.5, 2.3, 0.7, 0.6, 0.4, 0.3, 0.2. Coxae with black setae; tarsus I and pulvilli not modified, claws present. *Terminalia*. Similar to those figured for *A. bickeli* sp. n. (cf. Figs 14–16).

Holotype (examined): ♂ SENEGAL: Bandia [14°36'S 17°01'W], 16.vi.1980, B. Sigwalt, Malaise trap (MNHN).

Additional material examined: TANZANIA: 21 ♂ 2 ♀ Mkomazi Game Reserve, 3°57.91'S 37°48.09'E, 26–30. xi.1995, open *Combretum* bushland, S. van Noort, yellow pan trap (SAMC); BOTSWANA: 11 ♂ Serowe [22°23'S 26°42'E], xi.1986, M. De Meyer (MRAC).

Comments: *A. bandia* is similar to *A. paulyi* sp. n. in having a modified wing venation (vein M evanescent and slightly diverging from  $R_{4+5}$  apically) and anterior and ventral stiff hairs on  $IIt_1$ , but can be separated from the latter by the simple antennal stylus.

***Aphasmaphleps bickeli* sp. n.**

Figs 3, 4, 7, 8, 12–16

*Etymology*: Named after Daniel Bickel (Sydney, Australia), who has greatly contributed to the taxonomic knowledge of the family.

*Diagnosis*: Male. Antennal stylus with apical lamella; distal stylomere about 4× as long as basal stylomere. Veins  $R_{4+5}$  and M parallel, M strong. Tarsomeres of mid leg unmodified,  $IIt_1$  without rows of stiff hairs;  $IIt_2$  about as long as  $IIt_3$ .

*Description*:

Very similar to *A. bandia*, except for the following features.

*Male.*

Body length 1.5–1.6 mm. Antenna 1.1–1.3 mm. Wing 1.2–1.5 mm long, 0.5–0.6 mm wide. *Head*. Antenna (Fig. 7): 12, 6, 8, 21, 94; postpedicel basally yellow, stylus with a small apical lamella (MSSC); distal stylomere about 4× as long as basal stylomere.

*Thorax*. Bluish green, darker.

*Wing* (Fig. 3). Membrane hyaline, all veins brown. C ending in M, at wing apex;  $R_{4+5}$  and M parallel after *dm-cu*, M strong; CuAx proportion 0.04; knob of haltere whitish.

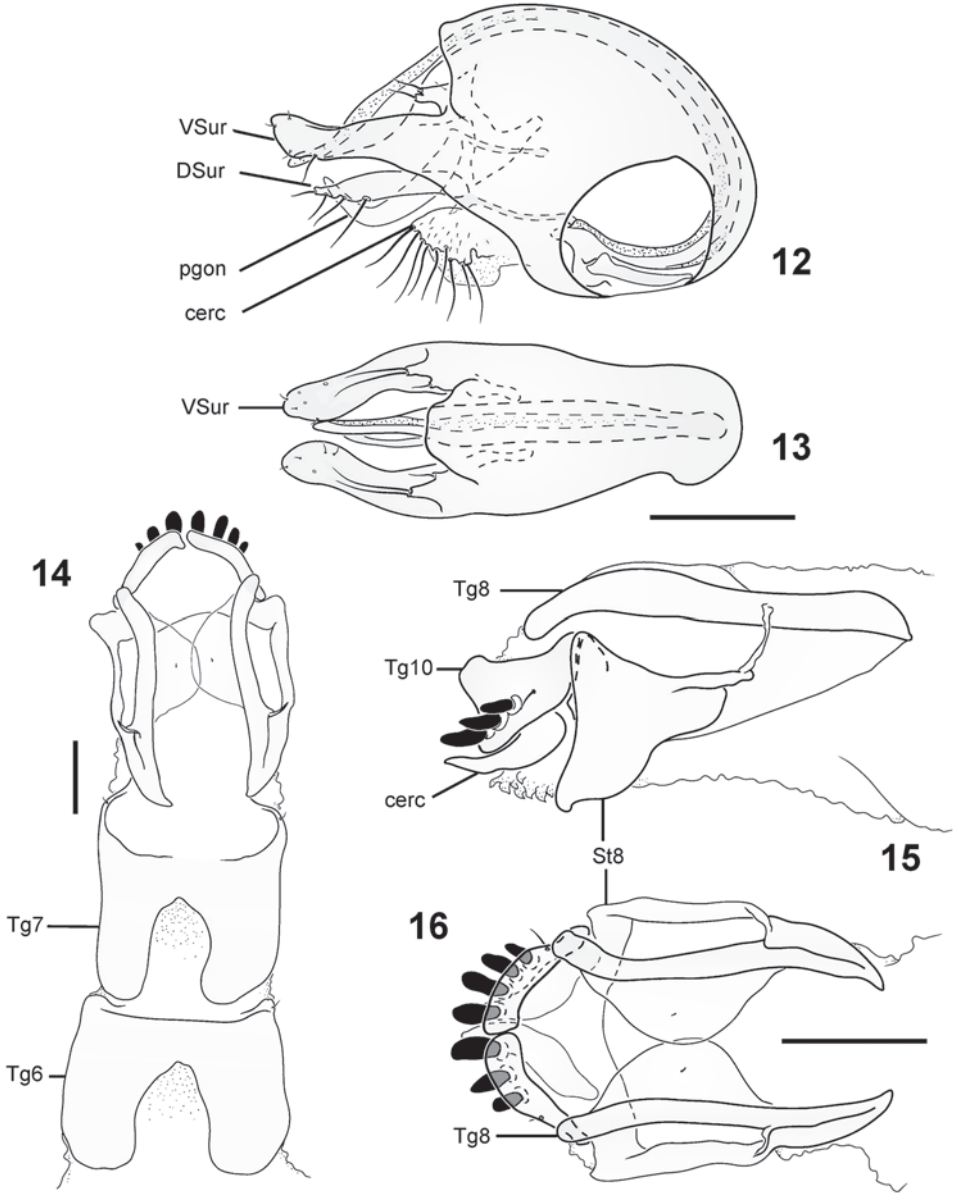
*Legs*. I: 2.0, 1.9, 0.4, 0.3, 0.1, 0.1, 0.1. II: 2.3, 2.3, 1.1, 0.5, 0.3, 0.3, 0.2. III: 2.5, 2.8, 0.7, 0.8, 0.4, 0.3, 0.2. Tarsus II unmodified:  $IIt_1$  without rows of hairs,  $IIt_2$  slightly longer than  $IIt_3$ .

*Abdomen*. Mostly coppery, shining green.

*Hypopygium* (Figs 12, 13). Hypandrium and phallus slightly constricted at level of emergence of genital capsule.

*Female.*

Body length 1.5–1.6 mm. Wing 1.4–1.6 mm long, 0.6–0.7 mm wide. Very similar to females of *A. bandia*, except as noted. Antenna (Fig. 8): 5, 6, 7, 3, 45. Wing (Fig. 4). CuAx proportion 0.1. Legs: I: 1.8, 1.6, 0.7, 0.3, 0.3, 0.2, 0.2. II: 2.3, 2.2, 1.0, 0.5, 0.3, 0.2, 0.2. III: 2.5, 2.6, 0.8, 0.6, 0.4, 0.3, 0.2. Brownish setae on coxae. *Terminalia* (Figs 14–16).



Figs 12–16. *Aphasmaphleps bickeli* sp. n.: (12, 13) hypopygium, left lateral (12), ventral (13); (14–16) oviscapt, dorsal (14, 16), right lateral (15). Scale bars = 0.1 mm. See Material and Methods for explanation of abbreviations.

Anterior margins of Tg6–7 with incision; Tg8 divided into two rod-like sclerites; St8 divided into two sclerites connected mesally at apex, enlarged and moved ventrally; sclerites of Tg8 and St8 connected anteriorly; hemitergites of Tg10 each with 3 or 4 thick spines.

Holotype: ♂ MADAGASCAR: Mahajanga, NP Tsingy de Bemahara, 3.4 km E Bekopaka, Tombeau Vazimba, 19°08'31"S 44°49'41"E, 50 m, 6–10.xi.2001, Fisher *et al.*, tropical dry forest (CAS).

Paratypes: 31♂ 20♀ same data as holotype (CAS).

Additional material examined: MADAGASCAR: 21♂ same data as holotype; 21♀ same data as holotype, but 10.6 km 126° ESE Antsalove, 19°42'34"S 44°43'05"E, 150 m, 16–20.xi.2001 (AMS); 2♂ Tul[éar Province], Morondava [19°53'S 44°28'E], 50 km N, 13.xii.1991, A. Pauly, forêt, rivière de salle (ISNB).

Comments: *A. bickeli* sp. n. is similar to *A. stuckenbergi* sp. n., but can be distinguished from the latter by having the antennal stylus with the apical lamella.

### **Aphasmaphleps paulyi** sp. n.

Figs 5, 10

Etymology: The species is named for Alain Pauly (Brussels, Belgium), who collected all known specimens of this species.

Diagnosis: Male. Antennal stylus with apical lamella. Distal stylomere of arista-like stylus about 7× as long as basal stylomere. Veins  $R_{4+5}$  and M slightly diverging apically, M evanescent.  $IIt_1$  with ventral and anterior rows of stiff hairs,  $IIt_2$  shorter than  $IIIIt_3$ .

Description:

Very similar to *A. bandia* in all respects including morphology of hypopygium, except for the following features. (All specimens are quite discoloured due to long-term storage in alcohol.)

*Male.*

Body length 2.0 mm (in alcohol). Antenna 1.5 mm. Wing 1.4 mm long, 0.6 mm wide.

*Head.* Antenna (Fig. 5): 10, 7, 15, 20, 102; stylus with apical lamella.

*Wing.* CuAx proportion 0.07.

*Legs.* It: 1.5, 1.0, 0.6, 0.6, 0.6. IIt: 3.6, 0.7, 1.4, 1.0, 0.7. IIIIt: 2.3, 2.0, 1.5, 1.1, 0.9.  $IIt_1$  (Fig. 10) with somewhat weaker ventral and anterior hairs.

*Female.* Unknown.

Holotype: ♂ (in glycerol) MADAGASCAR: Tul[éar Province], Morondava [19°53'S 44°28'E], 50 km N, 13.xii.1991, A. Pauly, forêt, rivière de sale (ISNB).

Paratypes: 3♂ (in alcohol), same data as holotype (ISNB).

Comments: *A. paulyi* sp. n. is similar to *A. bandia*, but can be distinguished from the latter by having the antennal stylus with apical lamella.

### **Aphasmaphleps stuckenbergi** sp. n.

Figs 6, 11

Etymology: The species is named for the late Brian Stuckenberg (1930–2009), the doyen of Afrotropical dipterology.

Diagnosis: Male. Antennal stylus without apical lamella. Distal stylomere of arista-like stylus about 4× longer than basal stylomere. Veins  $R_{4+5}$  and M parallel, M strong.

Tarsomeres of mid leg unmodified,  $\text{II}_1$  without rows of stiff hairs,  $\text{II}_2$  about as long as  $\text{III}_3$ .

**Description:**

Very similar to *A. bickeli* in all respects including morphology of hypopygium, except for the following features. (All specimens are quite discoloured due to long-term storage in alcohol.)

*Male.*

Body length 2.3 mm (in alcohol). Antenna 1.2 mm. Wing 1.6 mm long, 0.6 mm wide.

*Head.* Antenna (Fig. 6): 9, 6, 11, 21, 82; stylus without apical lamella.

*Wing.* CuAx proportion 0.05.

*Legs.* I: 1.5, 1.2, 0.8, 0.9, 0.8. II: 3.5, 1.3, 1.5, 1.1, 0.7. III: 2.3, 2.4, 1.5, 1.1, 0.9.  $\text{II}_1$  (Fig. 11) unmodified.  $\text{II}_1$  without rows of stiff hairs;  $\text{II}_2$  about as long as  $\text{III}_3$ .

*Female.* Unknown.

Holotype: ♂ (in glycerol) MADAGASCAR: Tul[éar Province], Morondava [19°53'S 44°28'E], 50 km N, 13.xii.1991, A. Pauly, forêt, rivière de sale (ISNB).

Paratypes: 24♂ (in alcohol), same data as holotype (ISNB).

Additional material: MADAGASCAR: 4♂ (in alcohol, strongly damaged), same data as holotype; 1♂ (in glycerol, damaged) Fia[narantsoa Province], Ranomafana [National Park, 21°00'S 47°30'E], 19.i.1992, A. Pauly, forêt (ISNB).

Comments: *A. stuckenbergi* sp. n. is similar to *A. bickeli* sp. n., but can be distinguished from the latter by having the antennal stylus without an apical lamella.

*Aphasmaphleps* sp. A

Fig. 9

Diagnosis: Male. Antennal stylus with enlarged apical lamella, silvery at base. Veins  $R_{4+5}$  and M slightly diverging apically, M evanescent.  $\text{II}_1$  with ventral and anterior rows of stiff hairs,  $\text{II}_2$  shorter than  $\text{III}_3$ .

**Description:**

Very similar to *A. paulyi* in all respects including morphology of hypopygium, except for the following features.

*Male.*

Body length 1.5 mm. Antenna 1.7 mm. Wing 1.4 mm long, 0.6 mm wide.

*Head.* Antenna (Fig. 9): 6, 3, 7, 12, 87; apical lamellae of stylus larger than in *A. paulyi*, laterally flattened and silvery at base.

*Wing.* CuAx proportion 0.1.

*Legs.* I: 1.9, 1.7, 0.4, 0.2, 0.2, 0.2, 0.1. II: 2.1, 2.2, 1.2, 0.3, 0.5, 0.4, 0.2. III: 2.4, 2.9, 0.9, 0.8, 0.5, 0.3, 0.2.

*Female.* Unknown.

Material examined: MADAGASCAR: 1♂ Mahajanga, NP Tsingy de Bemahara, 3.4 km E Bekopaka, Tombeau Vazimba, 19°08'31"S 44°49'41"E, 6–10.xi.2001, 50 m, Fisher *et al.*, tropical dry forest (CAS). Labelled as "Unnamed species A | Capellari & Grichanov 2012".

Comments: Since just a single male specimen with one broken antenna has been found, we prefer to keep it unnamed until more material is available for study.

*Aphasmaphleps* sp.

Material examined: MADAGASCAR: 6♀ Tul[éar Province], Morondava [19°53'S 44°28'E], 50 km N, 13.xii.1991, A. Pauly, forêt, rivière de salle (ISNB).

Comments: The females were collected together with *A. bickeli* sp. n. and *A. stuckenbergi* sp. n. It is impossible to associate them with either species. Hemitergites each with four thick spines.

## DISCUSSION

It is noteworthy that several diaphorine genera—*Aphasmaphleps*, *Asyndetus*, *Cryptophleps*, *Phasmaphleps* and *Shamshevia*—show a modified, at least to some extent, wing venation, while venation characters are mostly conservative in the rest of the subfamily. Indeed, Bickel (1996: 1168) considered *Asyndetus* and *Cryptophleps* as sister taxa based on apomorphic wing characters: “Costa ends at  $R_{4+5}$ , well before wing apex” and “vein M with bend or weakening in the distal third of wing, with distal section of M either weakly joined to its base, or distinctly displaced anteriorly”.

Nevertheless, Bickel (2005) later re-assessed the relationships of both genera in the context of the discovery of *Phasmaphleps*. He regarded *Asyndetus* as being closer related to *Diaphorus*, while *Cryptophleps* and *Phasmaphleps* as belonging to the same lineage of *Chrysotus*, assuming that modifications in wing venation resulted from homoplastic evolution. This interpretation resulted in splitting the Australasian Diaphorinae into two major groups according to his key (Bickel 2005), in which couplet 2 leads to genera with setose or bare upper part of proepisternum. Both *Cryptophleps* and *Phasmaphleps* were keyed as presenting bare upper part of proepisternum, but assessment of this character is sometimes hindered in collapsed or small specimens. Indeed, further examination of specimens of *Phasmaphleps pacifica* Bickel, *Cryptophleps cyplus* Bickel, *C. papuanus* Grootaert & Meuffels, *C. yungaburra* Bickel and an undescribed *Cryptophleps* species from Madagascar revealed that all possess a single seta on that sclerite, suggesting that this feature is widespread through these genera. When describing *Aphasmaphleps*, Grichanov (2010) regarded it as close to *Phasmaphleps*, mainly due to similarities in the wing venation. However, with the discovery of *A. bickeli* sp. n. and *A. stuckenbergi* sp. n. (both with a strong vein M), the apomorphic modifications in the wing venation of *A. bandia* and *A. paulyi* sp. n. and in *Phasmaphleps* can be interpreted as independently evolved. Particularly, in *Aphasmaphleps*, a strong vein M can even be secondarily developed, since weakening of M is regarded as a tendency in the Diaphorinae, in which wing venation shows some instability (Bickel 2005), “suggesting a close relationship in terms of developing similar apomorphies” (Bickel 1996: 1168). Accordingly, since characters previously used to infer relationships of these genera are doubtful, the position of *Aphasmaphleps* remains to be investigated.

The pre-abdominal morphology of *Aphasmaphleps* resembles those of *Asyndetus* and *Cryptophleps*, rather than the morphology of *Phasmaphleps*. While in *Phasmaphleps pacifica* (Bickel 2005, fig. 1a) Tg7 and St7 are well developed, segment 7 is strongly reduced and hardly visible in the other three genera. Although Bickel (2005) stated that segment 7 in *Cryptophleps* is developed, its bare Tg6 was probably mistakenly interpreted as Tg7 (e.g., Bickel 2005, figs 2a, 3g). We have examined several *Cryptophleps* species (*C. cyplus*, *C. nova* Bickel, *C. papuanus*, *C. rothii* Couturier, *C. vitiensis* Bickel, *C.*

*Yungaburra*, and an undescribed species from Madagascar) and confirmed that male Tg6 is actually bare in all of them (with reduced segment 7 as well), and this is likely to be a groundplan feature for the entire genus.

Furthermore, the configuration of hypopygial appendices (lateral epandrial lobe, lobes of surstyli and cercus) of *Aphasmaphleps* is more similar to those of *Asyndetus* and *Cryptophleps* (compare with figures in Grootaert & Meuffels 1987; Meuffels & Grootaert 1993; Bickel 1996, 2005; Zhang & Yang 2003; Wang & Yang 2005; Wang *et al.* 2007). The oviscapt morphology seems also to be informative to establish relationship: the connection between both sclerites of St8 is enlarged and moved ventrally (cf. Figs 14–16). This apomorphic condition has been verified in females of *Asyndetus* (*A. decaryi* Parent, *A. infernus* Bickel, *A. interruptus* (Loew), and of one undescribed species from Brazil) and *Cryptophleps* (*C. cyplus*, *C. Yungaburra*, and an undescribed species from Madagascar), suggesting a close relationship between these genera and *Aphasmaphleps*.

The position of *Shamshevia* regarding *Aphasmaphleps* is still debatable. *Shamshevia* has previously been regarded close to *Dactylonotus* (Grichanov 2012a, b), but it shares most of the hypopygial similarities with diaphorine genera with modified wing venation, except *Phasmaphleps*, i.e., *Aphasmaphleps*, *Asyndetus* and *Cryptophleps*. With respect to *Aphasmaphleps*, males of both it and *Shamshevia* have setose Tg6, unlike the completely bare Tg6 of *Asyndetus*, *Cryptophleps* and related genera like *Diaphorus*, *Melanostolus* Kowarz and *Ostenia* Hutton. It is possible that *Aphasmaphleps* and *Shamshevia* nest together within the diaphorines with a modified wing venation.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Dan Bickel (Australian Museum, Sydney) and Mike Mostovski (KwaZulu-Natal Museum, Pietermaritzburg) commented on an early draft of the manuscript and provided useful suggestions. Dan Bickel offered stimulating conversation and change of ideas during RSC's visit to the AMS. The following curators facilitated the access to material: Dave Britton (AMS, Sydney), Dawn Larsen (SAMC, Cape Town), Marc De Meyer (MRAC, Brussels), Norman Penny (CAS, San Francisco), Patrick Grootaert (ISNB, Brussels). Maria Isabel P. de A. Balbi carefully prepared part of the material for study. RSC benefited from FAPESP grant 2008/58224-3 and the Geddes Postgraduate Award from AMS (sorting material from CAS).

#### REFERENCES

- BICKEL, D.J. 1996. Australian *Asyndetus* Loew and *Cryptophleps* Lichtwardt (Diptera: Dolichopodidae), with notes on the Oriental and Western Pacific faunas. *Invertebrate Taxonomy* **10**: 1151–1170.
- 1999. Australian Sympycninae II: *Syntormon* Loew and *Nothorhaphium*, gen. nov., with a treatment of the Western Pacific fauna, and notes on the subfamily Rhaphiinae and *Dactylonotus* Parent (Diptera: Dolichopodidae). *Invertebrate Taxonomy* **13**: 179–206.
- 2000. New World *Achradocera* in Hawai'i, Tonga, and French Polynesia, with discussion of the genus (Diptera: Dolichopodidae). *Bishop Museum Occasional Papers* **64**: 14–20.
- 2005. A new genus *Phasmaphleps*, and new species of *Cryptophleps* Lichtwardt from the western Pacific, with notes on Australasian Diaphorinae (Diptera: Dolichopodidae). *Bishop Museum Occasional Papers* **84**: 17–34.
- CUMMING, J.M. & WOOD, D.M. 2009. Adult morphology and terminology. In: Brown, B.V. *et al.*, eds, *Manual of Central American Diptera*, Vol. 1. Ottawa: NRC Research Press, pp. 9–50.
- DYTE, C.E. & SMITH, K.G.V. 1980. 33. Family Dolichopodidae. In: Crosskey, R.W., ed., *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. London: British Museum (Natural History), pp. 443–463.
- FOOTE, R.H., COULSON, J.R. & ROBINSON, H. 1965. Family Dolichopodidae. In: Stone, A. *et al.*, eds, *A Catalog of the Diptera of America North of Mexico*. Washington: US Department of Agriculture, Agricultural Research Service, pp. 482–530.
- GRICHANOV, I.YA. 1998a. Two new species of *Urodolichus* Lamb (Diptera: Dolichopodidae) from Madagascar. *An International Journal of Dipterological Research* **9** (1): 23–26.



- 1998b. A new species of *Dactylonotus* Parent (Diptera: Dolichopodidae) from South Africa. *An International Journal of Dipterological Research* **9** (1): 27–29.
- 1998c. Afrotropical species of the genus *Acropsilus* Mik (Diptera: Dolichopodidae). *An International Journal of Dipterological Research* **9** (3): 183–190.
- 2003. New Afrotropical Sciapodinae (Diptera: Dolichopodidae) with some new synonymy. *Russian Entomological Journal* **12** (3): 329–346.
- 2006. A preliminary list of Dolichopodidae (Diptera) types in the collections of Swedish Museums. *International Journal of Dipterological Research* **17** (3): 177–204.
- 2010. *Aphasmaphleps*, a new genus of long-legged flies from Senegal, with a key to the genera of Afrotropical Diaphorinae (Diptera: Dolichopodidae). *African Invertebrates* **51** (2): 405–412.
- 2011. An illustrated synopsis and keys to afrotropical genera of the epifamily Dolichopodoidea (Diptera: Empidoidea). *Priamus Supplement* **24**: 1–98.
- 2012a. *Shamshevia*, a new genus of long-legged flies from Namibia (Diptera: Dolichopodidae: Diaphorinae). *Journal of Natural History* **46** (9–10): 557–563.
- 2012b. Description of female and new records of *Shamshevia hoanibensis* Grichanov from Namibia (Diptera, Dolichopodidae). *Cesa News* **75**: 6–7.
- GRICHANOV, I.YA. & MOSTOVSKI, M.B. 2009. Long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae) in the collection of the Natal Museum: A review of C.H. Curran's types, new synonyms, and new combinations. *Zootaxa* **2194**: 37–53.
- GROOTAERT, P. & MEUFFELS, H.J.G. 1987. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea. V. A new species of *Cryptophleps* Lichtwardt, 1898, with notes on other species. *Indo-Malayan Zoology* **4**: 145–152.
- MASLOVA, O.O. & NEGROBOV, O.P. 1996. Phylogeny of the subfamily Diaphorinae (Dolichopodidae, Diptera). In: Prostackov, N.I., ed., *Sostoyanie i problemy ekosistem Srednego Podon'ya* [The State and Problems of Ecosystems of the Middle Don Region] **9**: 94–96. [in Russian]
- MEUFFELS, H.J.G. & GROOTAERT, P. 1993. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea XI: the genus *Asyndetus* Loew, 1869 on the northern coast. *Bulletin et Annales de la Société Royale Belge d'Entomologie* **129**: 245–273.
- NEGROBOV, O.P. 1986. On the system and phylogeny of flies of the fam[ily]. Dolichopodidae. *Entomologicheskoye obozreniye* **65** (1): 182–186. [in Russian] (English translation in *Entomological Review* **66** (1987): 16–20.)
- 1991. Family Dolichopodidae. In: Sóos, Á. & Papp, L., eds, *Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 7. Dolichopodidae–Platypozidae*. Budapest: Akadémiai Kiadó, pp. 11–139.
- ROBINSON, H. 1970. 40. Family Dolichopodidae. In: Papavero, N., ed., *A Catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States*. São Paulo: Secretaria da Agricultura, pp. 1–92.
- ULRICH, H. 1981. Zur systematischen Gliederung der Dolichopodiden (Diptera). *Bonner zoologische Beiträge* **31** (3–4): 385–402.
- YANG, D., ZHU, Y., WANG, M. & ZHANG, L. 2006. *World Catalog of Dolichopodidae (Insecta: Diptera)*. Beijing: China Agricultural University Press.
- WANG, M. & YANG, D. 2005. New species of *Asyndetus* Loew (Diptera: Dolichopodidae) from Xinjiang, with a key to Central Asian species. *Zootaxa* **892**: 1–8.
- WANG, M., YANG, D. & MASUNAGA, K. 2007. New data on *Asyndetus* (Diptera: Dolichopodidae) from China, with description of a new species. *Entomological News* **118** (2): 149–153.
- ZHANG, L. & YANG, D. 2003. A review of the species of *Asyndetus* from China (Diptera: Dolichopodidae). *Annales de la Société Entomologique de France (nouvelle série)* **39** (4): 355–359.