

ELAINE DELLA GIUSTINA SOARES

ANÁLISE CLADÍSTICA: METODOLOGIA,
TERMINOLOGIA E APLICAÇÃO NO ESTUDO DE
CORDILUROIDES ALBUQUERQUE (DIPTERA:
MUSCIDAE).

Monografia apresentada para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas. Departamento de Zoologia - Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientador
Prof. Dr. Cláudio José Barros de Carvalho.

CURITIBA
2001

Agradecimentos

Agradeço a todos que de alguma forma colaboraram para a realização deste trabalho, principalmente:

Ao Prof. Cláudio por ter me acolhido em seu laboratório, me orientado nesta monografia, colaborado tanto na minha formação científica e pelas discussões e sugestões a respeito do trabalho.

À professora Márcia Souto Couri pela ajuda no levantamento de dados.

A Sílvia Shigueo Nihei por toda a ajuda que me deu no período do estágio voluntário e nestes quatro meses de monografia. A Gustavo Graciolli e a Sioney Ricardo Bonatto pelas sugestões e pela ajuda no uso dos programas e ao Guilherme Schnell e Schühli pelas sugestões. A eles e aos demais orientados do professor Claudio: Ângela Alves de Lima, Nise Costacurta, Rodrigo Ferreira Krüger e principalmente a Mariza Bortolanza, a Mônica Carolina Cardoso da Silva e novamente ao Sílvia pela ajuda e pela amizade.

Agradeço também aos meus amigos, em especial a Andréa de Souza Costa, Claudia Rocha, Cristine Gobel Donha, Juçara Feitosa, e Rafael Costa da Silva pelos anos de amizade e, quase sempre, compreensão e ao meu namorado Ravilson Chamano pelo carinho.

Gostaria de agradecer especialmente aos meus pais por me oferecerem a oportunidade de me dedicar integralmente aos meus estudos e por sempre me apoiarem em minhas decisões. E também aos meus irmãos, tios, primos e avós de quem tanto gosto.

Prefácio

Esta Monografia surgiu a partir do desenvolvimento do projeto “Análise Cladística de *Cordiluroides* Albuquerque, 1954 (Diptera: Muscidae, Coenosiinae)”, apresentado por mim, Elaine Della Giustina Soares, ao Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, tendo como objetivo principal contribuir para o conhecimento da família Muscidae (Diptera). Seu desenvolvimento está incluso dentro de um objetivo maior do Laboratório de Biogeografia e Biodiversidade de Diptera, que é o conhecimento e o entendimento da biodiversidade do nosso País. O responsável por este laboratório é o Professor Dr. Claudio José Barros de Carvalho, orientador desta monografia.

Ao mesmo tempo, esta Monografia partiu do pressuposto que este tipo de trabalho deve concorrer para aumentar o conhecimento teórico do acadêmico. No meu caso, a contribuição foi tornar mais consistente o conhecimento sobre o método cladístico que vem sendo desenvolvido há cerca de 50 anos.

A fim de deixar o corpo do trabalho mais organizado, esta Monografia foi dividida em dois capítulos. No primeiro capítulo foi abordada a fundamentação teórica do método cladístico, enfatizando o conteúdo aplicado no Capítulo II. O Capítulo I tem formato mais flexível, sendo organizado em tópicos para explicar os conceitos, terminologias e metodologia da Sistemática Filogenética.

O segundo capítulo consiste no desenvolvimento de projeto de investigação científica e tem seu formato baseado na confecção de trabalho científico, compartimentalizando o conteúdo em Introdução, Objetivos, Material e Métodos, Resultados, Discussão e Conclusão.

Elaine Della Giustina Soares

Junho de 2001.

Índice

Agradecimentos.....	ii
Prefácio.....	iii
Índice.....	iv
Lista de figuras.....	v
Resumo.....	vi
CAPÍTULO 1. Análise Cladística: Metodologia e Terminologia	
1. Introdução	2
2. Homologia	2
3. Homoplasia.....	4
4. Fase Pré-Matriz	5
4.1 Escolha do grupo de estudo	5
4.2 Lista de caracteres	6
4.3 Codificação dos caracteres	6
5. Fase Pós-Matriz	9
5.1 Construção dos cladogramas.....	9
5.2 Parcimônia.....	10
5.3 Índice de consistência, retenção e consistência reescalonado	11
5.3.1 Pesagem sucessiva de caracteres	12
5.4 Otimização.....	13
5.5 Consenso	13
6. Referências bibliográficas	15
CAPÍTULO 2. Análise Cladística de <i>Cordiluroides</i> Albuquerque, 1954 (Diptera: Muscidae).	
1. Introdução	18
2. Objetivo	19
3. Material e métodos.....	20
3.1 Levantamento de dados	20
3.2 Terminologia.....	20
3.3 Ilustrações	20
3.4 Análise cladística	21
3.4.1 Levantamento dos caracteres	21
3.4.2 Metodologia empregada na análise cladística.....	21
3.4.2.1 Programa utilizado.....	21
3.4.2.2 Polarização dos caracteres	22
3.4.2.3 Comandos utilizados	22
4. Resultados	23
5. Discussão.....	23
6. Conclusões.....	25
7. Referências bibliográficas	34

Lista de figuras

Figura 1. Cladograma dos gêneros da tribo Coenosini.....	27
Figura 2. Cabeça de <i>Plumispina longipilis</i> Albuquerque, 1954.....	28
Figura 3. Cabeça de <i>Spathipheromyia guttipennis</i> (Thomson)	28
Figura 4. Cabeça de <i>Cordiluroides megalopyga</i> Albuquerque, 1954.....	28
Figura 5. Cabeça de <i>Agenamyia fumipennis</i> Albuquerque, 1953.....	28
Figura 6. Cabeça de <i>Agenamyia exotica</i> Carvalho & Couri, 1992.....	28
Figura 7. Cabeça de <i>Cordiluroides megalopyga</i> Albuquerque, 1954.....	28
Figura 8. Cabeça de <i>Cordiluroides listrata</i> Albuquerque, 1954.....	28
Figura 9. Tórax de <i>Cordiluroides listrata</i> Albuquerque, 1954.....	29
Figura 10. Tórax de <i>Spathipheromyia sp.</i>	29
Figura 11. Caliptra de <i>Agenamyia exotica</i> Carvalho & Couri, 1992.....	29
Figura 12: Caliptra de <i>Cordiluroides listrata</i> Albuquerque, 1954.....	29
Figura. 13. Catepisterno de <i>Agenamyia exotica</i> Carvalho & Couri, 1992.....	29
Figura 14. Catepisterno de <i>Cordiluroides listrata</i> Albuquerque, 1954.....	29
Figura 15. Genitália de <i>Agenamyia fumipennis</i> Albuquerque, 1953.....	30
Figura 16. Placa cercal e surstilos de <i>Spathipheromyia albiceps</i> Malloch, 1934.....	30
Figura 17. Epândrio, placa cercal e surstilos de <i>Cordiluroides megalopyga</i> Albuquerque, 1954	30
Figura 18. Placa cercal e surstilos de <i>Spathipheromyia guttipennis</i> (Thomson, 1869).....	30
Figura 19. Placa cercal e surstilos de <i>Spathipheromyia atra</i> Malloch, 1934.....	30
Figura 20. Genitália de <i>Plumispina longipilis</i> Albuquerque, 1954.....	30
Figura 21-26: Topologia dos cladogramas resultantes da análise cladística de <i>Cordiluroides</i> Albuquerque, 1954	31
Figura 27. Cladograma de consenso estrito dos cladogramas resultantes da análise cladística de <i>Cordiluroides</i> Albuquerque, 1954.....	32
Figura 28. Cladograma de consenso semi-estrito dos cladogramas resultantes da análise cladística de <i>Cordiluroides</i> Albuquerque, 1954	33
Tabela 1. Distribuição dos estados de caracteres entre os táxons terminais.....	26
Anexo 1. Material Examinado.....	37

Resumo

A fundamentação teórica do Método Cladístico e sua aplicação é demonstrada através da realização da análise cladística do gênero *Cordiluroides* Albuquerque, 1954 (Diptera:Muscidae). Esta análise foi feita a partir de dados de literatura e resultou em um cladograma de consenso semi-estrito com a seguinte relação (*Cordilurides listrata* (*Cordiluroides megalopyga* (*Cordiluroides bicolor*, *Cordiluroides insularis*, *Cordiluroides geniculata*))). A politomia encontrada decorreu, provavelmente, da pouca quantidade de dados disponíveis na literatura a respeito destas espécies, sendo boa parte dos dados, para as mesmas, extraída da descrição do gênero.

CAPÍTULO 1

Análise Cladística: Metodologia e Terminologia

1. Introdução

A sistemática tem por objetivos descrever a diversidade biológica, ordenar logicamente esta diversidade, compreender os processos que a geraram e apresentar um sistema geral de referência sobre a diversidade biológica (AMORIM, 1997). São várias as escolas da sistemática que buscam estes objetivos, entre elas a Sistemática Filogenética.

A Sistemática Filogenética, proposta por Hennig em 1950 (*apud* AMORIM, 1997), propõe um método claro e testável para inferir grupos naturais, chamados monofiléticos, eliminando a subjetividade na proposição de tais grupos.

Este método pressupõe que a vida teve uma origem única e procura ordenar a biodiversidade (em classes de maior ou menor abrangência) baseando-se nas relações de ancestralidade comum entre os táxons. Isto é feito através da análise da distribuição de homologias nesses táxons.

2. Homologia

É primordial que haja a homologia, dos caracteres utilizados na análise, para a comparação dos estados presentes nos diferentes táxons. Dizer que um caráter é homólogo em dois ou mais táxons significa que o caráter apareceu numa espécie ancestral do grupo e persistiu neste grupo (da mesma forma como surgiu ou sofrendo modificações ao longo da evolução do grupo). Willi Hennig reconheceu que a similaridade de forma é uma parte importante do estudo taxonômico, porém diferenciou em graus de importância a similaridade primitiva da similaridade derivada e as denominou plesiomorfia e apomorfia respectivamente (FOREY *et al.*, 1992).

Diz-se que uma estrutura está no seu estado plesiomórfico quando essa se apresenta em sua forma mais primitiva. A estrutura é considerada no estado apomórfico quando está numa forma derivada da anterior. Estes termos são relativos, e só podem ser utilizados quando estão sendo analisados estados diferentes de um mesmo caráter, não podendo ser aplicados isoladamente. Exatamente pela relatividade dos termos, pode-se ora considerar um estado

como apomórfico e ora como plesiomórfico, dependendo se tal estado é mais recente ou mais antigo que o outro que está sendo analisado.

As diferentes condições de um caráter são compartilhadas pelos indivíduos do grupo que se originou deste ancestral. Quando o estado primitivo é compartilhado por um grupo diz-se que tal estado é uma simplesiomorfia deste grupo. Quando todo um conjunto de táxons compartilha uma condição apomórfica, ou seja, esta condição derivada é exclusiva deste grupo e ocorrente em todos os seus membros, diz-se que este grupo está compartilhando uma sinapomorfia e pode-se afirmar que este constitui um grupo natural (monofilético). Dentro deste grupo menor de indivíduos pode haver ainda mais de um estado do caráter sendo que um será apomórfico com relação ao outro (AMORIM, 1997).

Para que a análise cladística possa ser feita, parte-se da idéia que os caracteres utilizados são homólogos (homologia primária), porém é a própria análise que corrobora a homologia (homologia secundária).

Só têm valor para a análise cladística os caracteres homólogos e sinapomórficos uma vez que são estes que permitem o agrupamento de classes de indivíduos que compartilham um ancestral comum. Quando se procura as semelhanças entre os táxons a serem estudados deve-se levar em conta a existência das homoplasias que, *a priori*, podem ser interpretadas como sinapomorfias (ver item 3, homoplasia). A presença de caracteres homoplásicos entre os utilizados na análise do grupo estudado é a maior dificuldade para a reconstrução das relações filogenéticas (MINELLI, 1993).

Para se reconhecer que um caráter pode apresentar-se em diferentes estados deve-se aceitar que cada caráter tem sua própria evolução. A decisão sobre qual estado do caráter é apomórfico e qual é plesiomórfico é denominada escolha da polaridade do caráter e deve ser feita após a construção do cladograma (NIXON & CARPENTER, 1993), pois, para proceder a polarização é necessário reconstruir a história das modificações na estrutura, determinando assim a sequência em que essas modificações ocorreram (ver ítem 4.3, codificação dos caracteres).

3. Homoplasia

Pode acontecer de um mesmo estado surgir mais de uma vez independentemente durante a evolução do caráter. Este surgimento pode ser o aparecimento de um estado apomórfico semelhante ao plesiomórfico original (reversão) ou o surgimento de um mesmo estado apomórfico em duas posições distintas no cladograma (paralelismo). Porém a diferença entre o paralelismo e a reversão, no caso de ambos serem igualmente parcimoniosos, é meramente uma questão de interpretação do cladograma (FOREY *et al.*, 1992). A homoplasia pode decorrer também da convergência de duas estruturas diferentes, em uma mesma morfologia (AMORIM, 1997).

Se forem observados conflitos entre os caracteres após realizada a análise cladística, deve-se voltar a fonte original de dados para verificar se há algum erro na matriz de dados. Se for este o caso, os erros devem ser corrigidos. As informações não congruentes, ainda presentes na matriz de dados, podem ser indicativas da presença de homoplasia (AMORIM, 1997).

A solução mais utilizada atualmente para maximizar a congruência dos caracteres baseia-se na economia de hipóteses. Epistemologicamente denominadas parcimoniosas, as hipóteses econômicas são aquelas que exigem um menor número de premissas. A idéia central é a minimização da ocorrência de paralelismos e reversões. Dentro da parcimônia os cladogramas com o menor número de passos são os mais aceitáveis, em um universo maior de cladogramas provenientes de uma base de dados, por serem os mais parcimoniosos (AMORIM, 1997).

4. Fase Pré-Matriz

4.1 Escolha do grupo de estudo

O primeiro passo para a análise cladística é a escolha do grupo de estudo, que deve ser monofilético para que o método possa ser aplicado.

Um grupo monofilético, como definido por Hennig (1966), inclui um táxon ancestral e todos os seus descendentes (*apud* FOREY *et al.*, 1992) e é reunido por homologias reais (KITCHING *et al.*, 1998).

Com a definição de monofilia estrita, Hennig (1966) distinguiu três tipos de grupos: monofilético, parafilético e polifilético (*apud* AMORIM, 1997).

O grupo parafilético é diagnosticado por simplesiomorfias e por não incluir todos os componentes do grupo monofilético ao qual pertence (KITCHING *et al.*, 1998).

O grupo polifilético, por sua vez, tem seus membros reunidos baseando-se em caracteres homoplásicos (KITCHING *et al.*, 1998).

Apesar de terem sido descritos por Willi Hennig pela sua ancestralidade comum, os grupos são formados pela análise de distribuição dos caracteres (KITCHING *et al.*, 1998). A partir da análise se define se o grupo está unido pelas sinapomorfias ou não. Isto significa que, apesar de ser necessário supor a monofilia do grupo de estudo para utilizá-lo na análise cladística, é a própria análise que vai corroborar a hipótese de monofilia.

Agora que já foram definidos os termos, podemos voltar à discussão a respeito da escolha do grupo de estudo. Como dito acima, o grupo de estudo deve ser monofilético para que o método possa ser aplicado, pois, só se pode inferir a evolução dos caracteres se estes tiverem uma origem comum. Se o grupo escolhido não for monofilético deve-se aumentar o nível de generalidade procurando incluir no grupo estudado todos os descendentes do ancestral comum a fim de torná-lo monofilético ou; diminuir o nível de generalidade procurando grupos monofiléticos dentro do grupo inicial.

A análise cladística procura agrupar táxons terminais em grupos monofiléticos. Qualquer categoria taxonômica pode ser encarada como um táxon

terminal. Por exemplo, sub-gêneros sabidamente monofiléticos podem ser os táxons terminais no estudo do gênero que os agrupa (AMORIM,1997). Assim como, este mesmo gênero pode ser um dos táxons terminais no estudo de um grupo de maior nível de generalidade.

4.2 Lista de Caracteres

Após a escolha do grupo a ser estudado, o primeiro passo para a análise cladística é a elaboração da lista de caracteres, que é a descrição das estruturas dos táxons terminais, indicando suas variações para cada grupo (AMORIM, 1997). Para a sua elaboração levantam-se hipóteses de homologia primária, mas não do relacionamento filogenético entre os táxons. A lista de caracteres é a base de dados para toda a análise cladística.

Seus dados podem ser arranjados em uma matriz, táxon *versus* caracteres, que posteriormente deve ser transformada em matriz codificada.

4.3 Codificação dos Caracteres

Após o levantamento dos dados é atribuído um símbolo (numérico: 0, 1... ou alfabético: a, b, c...) para cada estado diferente de um caráter. A qualidade da análise cladística depende da correta codificação dos caracteres, pois, nessa fase serão discriminados os estados dos caracteres. Os símbolos adotados são transpostos para a matriz que servirá de base para a elaboração do cladograma.

Quando não se consegue determinar a homologia de um caráter de um grupo com relação ao outro, pode-se codificar tal estado como "*missing data*" (informação ausente) representado por um hífen " - " ou por um ponto de interrogação " ? ", dependendo do programa a ser utilizado. Esta não determinação pode ocorrer quando se trabalha com registro fóssil, quando há perda ou aparecimento de um caráter, quando o caráter é ilógico ou não comparável (KITCHING *et al.*, 1998), ou mesmo quando falta alguma estrutura no material examinado.

Quando há polimorfismo de um carácter no mesmo táxon pode-se: colocar os dois estados presentes na mesma célula da matriz ou, considerar o polimorfismo como um estado intermediário ou, codificar o carácter como binário (sendo um estado polimorfismo presente e o outro polimorfismo ausente) ou considerá-lo como informação ausente. Pode-se ainda subdividir o táxon terminal polimórfico em terminais binários, onde cada novo táxon apresente apenas um dos estados do carácter.

Quando o carácter tem mais de dois estados pode-se fazer a codificação de forma ordenada ou não-ordenada.

A ordenação ou não ordenação do carácter multiestado não dá a direção (a ordem de aparecimento) dos caracteres, apenas determina a inter-relação destes (FOREY *et al.*, 1992) de acordo com o conhecimento prévio a respeito do carácter.

Se os caracteres multiestado forem tratados como não-ordenados a transformação de um estado para outro é livre (FOREY *et al.*, 1992), igualmente aceitável (AMORIM, 1997) e custa apenas um passo no cladograma. Estes caracteres são considerados não aditivos, a codificação é feita arbitrariamente e a sequência de origem é determinada *a posteriori* (AMORIM, 1997).

Entretanto, quando os caracteres multiestado estão ordenados naturalmente em uma sequência linear ou ramificada (AMORIM, 1997), a passagem de um estado para outro é indireta (FOREY *et al.*, 1992), ou seja, a passagem do estado a para o estado c ocorre em dois passos (AMORIM, 1997), pois há um estado intermediário (b) entre eles. Estes caracteres considerados aditivos.

A ordenação oferece mais informações a respeito das homologias primárias e melhores subsídios para a otimização (AMORIM, 1997), mas só pode ser utilizada em alguns casos (MINELLI, 1993). Existem várias formas de se ordenar os caracteres através de informações provenientes de dados biológicos. A mais frequentemente aplicada é o critério de similaridade morfológica (método dos intermediários) proposto por Hauser e Presch em 1991 (*apud* AMORIM, 1997).

Os caracteres multiestado ordenados complexos podem ser decompostos em dois ou mais sub-caracteres binários ou lineares ordenados para facilitar a análise (AMORIM, 1997), sem que haja perda da informação original sobre as relações entre os estados. Estes sub-caracteres entram na matriz como se fossem caracteres individuais e são interpretados na análise como tal (AMORIM, 1997).

Os símbolos podem ser atribuídos polarizando os estados do caráter, ou seja, hipotetizando-se *a priori* a evolução do caráter. Ou sem levantar tal hipótese, polarização *a posteriori*, que é feita simultaneamente ou depois da construção do cladograma.

A polarização dos estados do caráter pode ser feita de várias formas, sendo a mais comum o critério do grupo externo, uma técnica indireta para inferir a filogenia do caráter (Hennig, 1966) (*apud* NIXON & CARPENTER, 1993), que consiste na comparação dos caracteres presentes no grupo estudado com os caracteres homólogos presentes em um ou vários táxons terminais que deveriam pertencer a um grupo monofilético que compreenda também o grupo de estudo, porém isto não é obrigatório (NIXON & CARPENTER, 1993).

Em 1972, Farris definiu o uso do grupo externo para enraizar a cladograma. Como o enraizamento consiste em separar o grupo interno do grupo externo, após a realização da análise, pode ser usado para corroborar a hipótese de monofilia. Quando os grupos internos e os grupos externos estão mesclados na topologia final a hipótese de monofilia não é verdadeira (*apud* NIXON & CARPENTER, 1993). Sendo assim, se a polarização fosse feita no momento da preparação da matriz codificada não seria possível testar a monofilia deste grupo (AMORIM, 1997). Por isso, a análise cladística deve incluir o grupo externo. Farris (1982) determinou que é o enraizamento, isolando o grupo externo, que determina a polaridade da transformação dos caracteres. Desta forma, o critério do grupo externo é um método de polarização que deve ser usado *a posteriori* (*apud* NIXON & CARPENTER, 1993).

Pode-se ainda, utilizar como grupo externo um ancestral hipotético, construído da compilação de dados provenientes de vários táxons externos ao

grupo de estudo. Isto é útil quando não se conhecem muitos caracteres de cada grupo externo, pois o táxon hipotético detém caracteres comparáveis com os do grupo estudado (NIXON & CARPENTER, 1993). Este tipo de análise não permite que a hipótese de monofilia seja testada, visto que o conjunto de grupos externos é tratado como uma unidade e uma vez que o ancestral hipotético não constitui um táxon verdadeiro deve ser retirado da topologia final (AMORIM, 1997).

5. Fase Pós-Matriz

5.1 Construção dos Cladogramas

Após elaborada a matriz codificada devidamente acompanhada pela lista de caracteres, parte-se para a construção do cladograma que pode ser feita pelo método hennigiano, (Hennig, 1966) ou pelo algoritmo de Wagner (Kluge & Farris, 1969) (*apud* WILEY *et al.*, 1991).

O método Hennigiano consiste em adicionar sucessivamente a informação correspondente a cada caráter na politomia original (AMORIM, 1997).

No algoritmo de Wagner escolhe-se um táxon inicial e adicionam-se sucessivamente os demais, de acordo com a similaridade (considerando-se os caracteres em conjunto) com o último táxon adicionado. Quase todos os métodos numéricos processados em computador fazem a análise desta maneira (WILEY *et al.*, 1991).

Estes métodos produzem inicialmente diagramas não enraizados onde não há inferência da polaridade dos caracteres, esta inferência pode ser feita pelo método do grupo externo, como já foi explicado anteriormente.

Do método hennigiano e do algoritmo de Wagner obtem-se vários cladogramas. Destes, os melhores são os mais parcimoniosos. Porém, pode haver mais de uma árvore de igual comprimento no final da análise e mesmo cladogramas parcimoniosos apresentam conflitos de topologias e incongruências internas na distribuição dos caracteres. Sendo assim, estas árvores não têm necessariamente igual probabilidade de ocorrência. A decisão a respeito de qual

delas é a reconstrução mais provável é auxiliada pelos métodos de parcimônia, otimização, índices de consistência, de retenção, e de consistência reescalado, pesagem sucessiva e consenso.

5.2 Parcimônia

Os métodos de parcimônia procuram minimizar o número de passos para a mudança de estado do caráter (AMORIM, 1997). Porém, há diferentes métodos de parcimônia que, por restringir certos tipos de transformações, tem usos específicos.

Os dois procedimentos mais simples e mais comuns são os métodos de Fitch e Wagner (MINELLI, 1993).

A parcimônia de Wagner é baseada nos conceitos desenvolvidos por W. H. Wagner na década de 60 e foi formalizada por Kluge e Farris (1969) para árvores enraizadas e Farris (1970) para árvores não enraizadas (*apud* FOREY *et al.*, 1992). Este método é apropriado para caracteres multiestado ordenados codificados aditivamente por impor restrições mínimas às transformações dos caracteres (AMORIM, 1997).

A parcimônia de Fitch é apropriada para o tratamento de caracteres multiestado não ordenados e não aditivos por não impor restrições às transformações permitidas entre os estados (AMORIM, 1997), adicionando um único passo no cladograma para cada mudança de estado, independente de qual seja ela (FOREY *et al.*, 1992).

Tanto a parcimônia de Wagner quanto a de Fitch não impõe restrições à ocorrência de reversões (FOREY *et al.*, 1992).

Existem ainda outros métodos de parcimônia. O método de Dollo (implementado por Farris em 1977) e o de Camin-Sokal (Camin & Sokal, 1965) têm utilização restrita (*apud* FOREY *et al.*, 1992), por isso, não serão abordados. E há também a parcimônia generalizada de Swofford & Olsen (1990) que encara as modalidades de parcimônia como aplicações particulares de um método mais geral, assumindo um certo custo (número de passos) para cada tipo de

transformação de acordo com as restrições impostas por cada um dos métodos (*apud* AMORIM, 1997).

5. 3 Índice de Consistência, Retenção e Consistência Reescalonado

O índice de consistência (**c**) (Kluge & Farris, 1969) foi proposto para mensurar o nível de homoplasia em um determinado caráter ou cladograma. Como o **c** é a razão entre o mínimo de mudanças que um caráter pode mostrar em uma árvore (**m**) pelo número de mudanças observadas (**s**) no cladograma (FARRIS, 1989), quanto maior seu valor menor será o número de homoplasias presentes no cladograma. Deste modo, árvores com maior índice de consistência são melhores que as com menor (FOREY *et al.*, 1992). Um valor baixo para este índice pode indicar erros de interpretação dos caracteres e de seus estados na lista de caracteres (AMORIM, 1997). Quando não há homoplasias o valor de **c** é máximo, ou seja, igual a um (FARRIS, 1989).

O valor de **c** é sensível a presença de caracteres não informativos (autapomorfias e simplesiomorfias) que inflam o valor do índice sem suportar a hipótese de monofilia do grupamento (FOREY *et al.*, 1992).

Como o **c** não se altera com a posição que as apomorfias ocupam no cladograma, dando às autapomorfias a mesma importância que dá às sinapomorfias, FARRIS (1989) criou o índice de retenção e o índice de consistência reescalonado .

O Índice de Retenção (**r**) mede quantas das sinapomorfias aparentes são reais. Para isto, este índice também leva em consideração o número máximo de mudanças de um caráter em um cladograma (**g**) (WILEY *et al.*, 1991).

O **r** é igual a um quando o caráter não for autapomórfico e não sofrer nenhuma homoplasia, alto quando as mudanças ocorrem predominantemente nos nós internos do cladograma e igual a zero quando todos os surgimentos corresponderem a autapomorfias. O índice de retenção não é sensível a caracteres não informativos (FOREY *et al.*, 1992).

O índice de consistência reescalonado (**rc**) é o produto do índice de consistência do cladograma pelo seu índice de retenção (FARRIS, 1989). Este índice exclui caracteres que não contribuem para o perfil da árvore, evitando o aumento artificial do valor do índice, excluindo autapomorfias e caracteres totalmente homoplásicos.

Quando os caracteres são parcialmente homoplásicos, mas contribuem para a topologia, incrementam o valor final de **rc** (WILEY *et al.*, 1991). Entretanto, sua contribuição é menor que a das sinapomorfias de origem única.

Estes índices podem ser calculados para um caráter em particular ou para o cladograma, neste caso, fazendo-se a somatória dos valores individuais dos índices para cada caráter.

As equações dos índices são as seguintes:

- Índice de Consistência: $c = m / s$;
- Índice de Retenção: $r = g-s / g-m$;
- Índice de Consistência Reescalonado: $rc = r \times c$.

5.3.1 Pesagem Sucessiva de Caracteres

A pesagem sucessiva de caracteres, desenvolvida por FARRIS (1969), atribui peso a cada caráter a partir da média do índice de consistência do caráter para todas as matrizes de mesmo comprimento com a finalidade de reduzir o número de cladogramas igualmente parcimoniosos. Este procedimento de pesagem foi implementado em outros programas, porém, no programa Hennig86, FARRIS (1988) redefiniu o método passando a utilizar a média do índice consistência reescalonado de cada caráter para atribuir seu peso (FARRIS, 1989).

Depois da atribuição dos pesos é realizada uma nova análise cladística. Esta análise dará mais valor aos caracteres de maior peso, tornando-os assim mais importantes na definição da topologia do cladograma e excluindo os caracteres totalmente homoplásicos das próximas análises, uma vez que, o **rc** atribui peso zero a estes caracteres.

Após a análise, calcula-se os novos valores de *rc*, atribui-se novos pesos aos caracteres e realiza-se uma nova análise considerando-se estes novos valores. E assim sucessivamente até que os cladogramas finais fiquem idênticos (CARPENTER, 1988).

5.4 Otimização

A otimização procura inferir se as homoplasias presentes no cladograma final se originaram por paralelismo ou por reversão.

O critério de otimização denominado DELTRAN (DELaYed TRANsformation) privilegia a ocorrência da mudança de estado por paralelismo, retardando a ocorrência da transformação o máximo possível e puxando-a para o topo da árvore (WILEY *et al.*, 1991).

O critério que privilegia a ocorrência da transformação por reversão é denominado ACCTAN (ACCElERated TRANsformation) (Swofford & Maddison, 1987). Sempre que possível este procedimento atribui a transformação do caráter a um nível mais abrangente. Este método é equivalente a otimização de Farris (WILEY *et al.*, 1991).

A decisão, sobre qual destes dois critérios se deve seguir, diz respeito a aspectos ontológicos da evolução (AMORIM, 1997).

A otimização pode ser útil para preencher as lacunas ocasionadas por “missing data” no cladograma, pois, através dela, pode-se hipotetizar qual o estado com maior probabilidade de ocorrência no táxon terminal que apresenta a informação ausente (C. J. B. de Carvalho, comunicação pessoal). Deste modo, a otimização pode ser usada também para resolver problemas de polimorfismo de caracteres.

5.5 Consenso

O consenso busca a construção de uma nova árvore, que não contradiga as topologias anteriores (FOREY *et al.*, 1992), aproveitando as informações comuns aos cladogramas mais parcimoniosos gerados pela análise e, às vezes,

eliminando as informações conflitantes (AMORIM, 1997). Esta decisão envolve a distribuição dos táxons terminais. Pode-se utilizar o consenso quando não se possui conhecimento a respeito da evolução dos caracteres e, portanto, não se pode escolher a melhor árvore (AMORIM, 1997).

CARPENTER (1988) discute a eficácia da utilização do cladograma de consenso, uma vez que, este é menos parcimonioso que os cladogramas que resultaram da análise cladística e que serviram de base para a sua confecção. Porém, a árvore de consenso permite a visualização da informação oriunda da análise cladística se houverem muitos cladogramas igualmente parcimoniosos resultantes.

Há diferentes tipos de consenso que compilam as informações das árvores originais de maneira diferente e são adequados para diferentes situações

O consenso estrito, desenvolvido por Sokal & Rohlf (1981), é o método mais conservador e fidedigno. Este método une apenas os componentes comuns a todas as árvores originais. Isso faz com que a árvore de consenso obtida por este método seja a árvore com mais politomias dentre as obtidas pelos métodos de consenso, e concorde com todas as originais apesar de ser menos informativa (*apud* FOREY *et al.*, 1992).

O consenso semi-estrito, ou de componentes combinados (Bremer, 1990) inclui todos os componentes não contraditórios do conjunto original de cladogramas. Mas não é necessário que estes componentes estejam em todas as árvores originais, se uma politomia presente em uma árvore estiver resolvida em outra(s), o cladograma de consenso apresentará esta politomia resolvida. A resolução da árvore de consenso será sempre igual ou maior que a do consenso estrito (*apud* FOREY *et al.*, 1992).

O consenso de Adams (Adams, 1972) foi desenvolvido para dar a resolução mais alta possível, mesmo que a topologia da árvore de consenso seja incompatível com a das árvores das quais foi extraída. Os táxons de posição conflitante são colocados em uma politomia basal no cladograma. Este consenso

pode alterar os grupos monofiléticos obtidos na análise cladística (*apud* FOREY *et al.*, 1992).

O consenso de maioria (Margush & MacMorris, 1981) aceita em sua resolução os componentes presentes na maioria das árvores originais, a porcentagem admitida como maioria é geralmente 50%, mas pode ser alterada pelo pesquisador. A porcentagem de ocorrência daquela posição do táxon nos cladogramas originais deve ser indicada no cladograma de consenso (*apud* AMORIM, 1997).

O consenso de Nelson (Nelson, 1979) constrói a nova árvore baseando-se em conjuntos de componentes mutuamente compatíveis em pelo menos dois cladogramas (cliques). O cladograma é construído com aqueles componentes que se repetem em todos os cliques (*apud* PAGE, 1989).

6. Referências Bibliográficas

- AMORIM, D. S. **Elementos básicos de sistemática filogenética**. 2^a. Ed. O Holos, Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia. p. 2-270 Ribeirão Preto, 1997.
- CARPENTER, J. M. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. **Cladistics**, v. 4, p. 291-296. 1988.
- FARRIS, J. S. A successive approximations approach to character weighting. **Syst. Zool.**, v. 18, p. 374-385. 1969.
- FARRIS, J. S. The retention index and the rescaled consistency index. **Cladistics**, v. 5, p. 417-419. 1989.
- FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J.; KITCHING, I. J.; SCOTLAND, R. W.; SIEBERT, D. J.; WILLIAMS, D. M. (eds.). **Cladistics: A practical course in systematics**. The Systematics Association Publication No. 10. Oxford, Clarendon Press. 1992.

- KITCHING, I. J.; FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J.; WILLIAMS, D. M. **Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis**. The Systematics Association Publication No. 11, Second Edition, 228 p. Oxford University Press Inc., New York, 1998.
- MINELLI, A. Biological Systematics: the state of the art. Chapman & Hall, p. 3-43. London, 1993.
- NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. On outgroups. **Cladistics**, v. 9, p. 413-426. 1993.
- PAGE, R. D. M. Comments on component-compatibility in historical biogeography. **Cladistics**, v. 5, p. 167-182. 1989.
- WILEY, E. O.; SIEGEL-CAUSEY, D.; BROOKS, D.R.; FUNK, V. A. **The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures**. Special Publication No. 19, The University of Kansas, Museum of Natural History, Lawrence. 1991.

CAPÍTULO 2

Análise Cladística de *Cordiluroides* Albuquerque, 1954

(Diptera: Muscidae).

1. Introdução

A família Muscidae reúne atualmente 173 gêneros e mais de quatro mil espécies catalogadas e distribuídas pelo mundo (CARVALHO *et al.*, 1993). Dentro da família o gênero *Cordiluroides* Albuquerque, 1954 está estabelecido na subfamília Coenosiinae, tribo Coenosiini, no grupo *Coenosia* (COURI & PONT, 2000). Este grupo inclui os gêneros: *Limnospila* Schnabl, 1902; *Pseudocoenosia* Stein, 1916; *Macrorchis* Rondani, 1877; *Anaphlalantus* Loew, 1857; *Microcalyptra* Stein, 1919; *Reynoldsia* Malloch, 1934; *Apsil* Malloch, 1934; *Raymondomyia* Malloch, 1934; *Schoenomyzina* Malloch, 1934; *Nostoschoenomyza* Malloch, 1934; *Schoenomyza* Haliday, 1833; *Spathipheromyia* Bigot, 1884; *Coenosia* Meigen, 1926; *Dexiopsis* Pokorny, 1893; *Oxytonocera* Stein, 1919; *Plumispina* Albuquerque, 1954; *Tenuicosta* Stein, 1919; *Bithoracochaeta* Stein, 1911; *Insulamyia* Couri, 1982; *Angolina* Pont, 1934; *Stomopogon* Malloch, 1930; *Cordiluroides* Albuquerque, 1954; *Neodexiopsis* Malloch, 1920; *Haroldopsis* Albuquerque, 1954; *Cholomyioides* Albuquerque, 1954; *Levallonia* Albuquerque, 1958; *Noelia* Albuquerque, 1957; *Parvomusca* Medeiros, 1980 e *Pilispina* Albuquerque, 1954 (COURI & PONT, 2000).

Raymondomyia Malloch, 1934 foi colocado em sinonímia com *Apsil* Malloch, 1934; *Haroldopsis* Albuquerque, 1954 em sinonímia com *Neodexiopsis* Malloch, 1920. *Cholomyioides* Albuquerque, 1954; *Levallonia* Albuquerque, 1958; *Noelia* Albuquerque, 1957 e *Parvomusca* Medeiros, 1980 foram sinonimizados com *Pilispina* Albuquerque, 1954 (COURI & PONT, 2000).

Os gêneros acima estão listados na ordem em que aparecem no cladograma apresentado por COURI & PONT (2000). Este cladograma foi modificado de acordo com as sinonímias propostas pelos próprios autores e apresenta o relacionamento filogenético dos gêneros do grupo *Coenosia* (fig. 1). O gênero *Cordiluroides* tem distribuição Neotropical (COURI & PONT, 2000).

O gênero *Cordiluroides* foi estabelecido na subfamília Coenosiinae por ALBUQUERQUE (1954b). Neste trabalho, o autor considerou o gênero próximo de *Neodexiopsis* Malloch, 1920 e descreveu três espécies: *C. megalopyga*, *C. listrata* e *C. neotropica*. A análise cladística feita por COURI & PONT (2000)

indicou esses gêneros em tricotomia que incluía também *Haroldopsis*. Posteriormente *Haroldopsis* foi colocado em sinonímia de *Neodexiopsis*, como descrito acima. Deste modo, o posicionamento feito por ALBUQUERQUE (1954) foi corroborado pela análise cladística de COURI & PONT (2000).

PONT (1972) acrescentou ao gênero *C. bicolor*, originalmente uma espécie de *Dialyta* Meigen, 1826 e *C. insularis*, descrita por Williston (1896) como uma espécie do gênero *Coenosia* Malloch, 1826. No mesmo trabalho, PONT considerou também *Coenosia bistrata* Wulp, 1896 e *Coenosia vittifera* Stein, 1904 como novos sinônimos de *C. insularis*. LOPES & COURI (1989) acrescentaram *Cordiluroides geniculata* primeiramente denominada *Cordylura geniculata* Macquart, 1851 e depois *Tetramerinx geniculata* Pont, 1972. COURI & PAMPLONA (1992) sinonimizaram *C. neotropica* Albuquerque, 1954 em *C. listrata*. Sendo assim, estão atualmente descritas cinco espécies para o gênero *Cordiluroides*: *C. bicolor*, *C. geniculata*, *C. insularis*, *C. listrata* e *C. megalopyga*.

Apesar destas cinco espécies estarem posicionadas no gênero *Cordiluroides* ainda não existe uma análise cladística que corrobore a monofilia do táxon e forneça o relacionamento filogenético de suas espécies. Este tipo de análise é necessária para compreender a evolução do grupo, pois dentro das diferentes escolas, é a Sistemática Filogenética que oferece o método mais preciso para a classificação natural de um grupo taxonômico (AMORIM, 1997).

2. Objetivo

Este capítulo tem como principal objetivo a aplicação do método cladístico para testar a monofilia do gênero *Cordiluroides* Albuquerque, 1954 (Diptera, Muscidae), possibilitando uma melhor compreensão sobre as relações filogenéticas do gênero e contribuindo para um maior entendimento do relacionamento filogenético de suas espécies.

3. Material e Métodos

3.1 Levantamento de dados

O levantamento dos dados para a elaboração da matriz foi feito com base em descrições e desenhos da literatura, uma vez que o período disponível era muito curto para que fosse feita a análise de espécimes de todas as espécies estudadas e que o foco principal deste capítulo é a aplicação do método. Foram consultados os seguintes trabalhos para o levantamento de dados: ALBUQUERQUE, 1953; ALBUQUERQUE, 1954a; ALBUQUERQUE, 1954b; CARVALHO, 2000; CARVALHO & COURI, 1992; COURI, 1982; COURI, 1984; COURI & PAMPLONA, 1992; COURI & PONT, 1999; COURI & PONT, 2000.

Para a complementação da matriz de dados foram observados em laboratório os exemplares de *Agenamyia exotica* Carvalho & Couri, 1992, *Spathipheromyia* sp, *Cordiluroides listrata* Albuquerque, 1954 e *C. megalopyga* Albuquerque, 1954, provenientes do DZUP – Coleção de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná. Informações do material examinado estão inclusas no Anexo 1.

Os espécimes secos, alfinetados em montagem simples ou dupla, foram examinados, quanto a morfologia externa, em microscópio estereoscópicos Wild Heerbrugg M8.

3.2 Terminologia

A terminologia empregada foi a utilizada por McALPINE (1981) e CARVALHO (1989) prevalecendo esta última no caso de conflitos.

3.3 Ilustrações

Para representar os estados dos caracteres foram utilizadas ilustrações disponíveis na literatura ou confeccionadas com o auxílio de câmara clara, acoplada ao microscópio estereoscópico Wild Heerbrugg M8.

3.4 Análise Cladística

3.4.1 Levantamento dos caracteres

A partir das descrições e desenhos da literatura e da análise dos espécimes foi elaborada uma matriz de dados. Desta, procurou-se levantar os caracteres homólogos que pudessem ser considerados de valor filogenético tanto para os táxons terminais do grupo interno, quanto para os demais, a fim de testar as relações apresentadas em COURI & PONT, 2000. Procurou-se na matriz os caracteres com menor número de caracteres não comparáveis (“missing data”) entre os táxons, principalmente no grupo interno, uma vez que as descrições não ofereciam informações sobre todos os caracteres levantados para todos os táxons terminais. Estes caracteres foram transferidos para uma matriz codificada não polarizada (Tabela 1).

3.4.2 Metodologia empregada na Análise Cladística

3.4.2.1 Programa utilizado

A matriz codificada foi transposta para o programa TreeGardener versão 2.2 (RAMOS, 1997) e foi analisada através do programa Hennig86 versão 1.5 (FARRIS, 1988).

O programa Tree Gardener oferece um ambiente gráfico que permite ao programa Hennig86 operar em plataforma Windows™. Este programa permite a edição direta da matriz e alteração de atividade e aditividade dos caracteres sem sua retirada da matriz. Além disso, pode-se gravar os cladogramas como arquivos gráficos (BONATTO, 2001). O cladograma de consenso, apresentado na fig. 27, foi elaborado com o programa WINCLADA (NIXON, 1999, version 0.9.9 beta).

3.4.2.2 Polarização dos caracteres

Foi feita a polarização não ordenada *a priori* das séries de transformação, uma vez que, não é possível rodar o programa sem fixar o grupo externo.

Para a polarização das séries de transformação foi utilizado o “método de comparação com o grupo externo”, uma vez que este é bastante confiável e utilizado (NIXON & CARPENTER, 1993; AMORIM, 1997).

Os grupos externos utilizados foram:

- *Agenamyia* Albuquerque, 1953 com suas duas espécies: *A. fumipennis* Albuquerque, 1953 e *A. exotica* Carvalho & Couri, 1992 (tribo Limnophorini). Que foi utilizado por sua correlação basal com a tribo Coenosiini, a qual pertence o gênero *Cordiluroides*, Albuquerque, 1954 (COURI & PONT, 2000).
- *Plumispina* Albuquerque, 1954, gênero monotípico, representado apenas por *P. longipilis* Albuquerque, 1954. Este gênero foi colocado por COURI & PONT (2000) em uma politomia com outros oito gêneros, entre eles *Cordiluroides* (fig. 1) e foi por isso utilizado. O gênero *Plumispina* pertence ao grupo *Coenosia*, que faz parte da tribo Coenosiini (COURI & PONT, 2000);
- *Spathipheromyia* Bigot, 1884, do qual foram analisadas as espécies: *S. atra* Malloch, 1934; *S. guttipennis* (Thomson, 1869) e *S. albiceps* Malloch, 1934. Este gênero também está incluído no grupo *Coenosia* (COURI & PONT, 2000) e foi utilizado por estar em uma posição intermediária no cladograma (fig. 1).

3.3.2.3 Comandos utilizados

Para encontrar as árvores de menor comprimento foram utilizados os comandos: “mhennig*” (mh*) e “branch and swapping*” (bb*). Após a análise foi utilizado também o comando Nelsen para obter o cladograma de consenso. A matriz foi rodada também com a opção ponderação sucessiva, associada a mh*; bb*. Todos os caracteres foram considerados como ativos e não aditivos.

4. Resultados

A partir da matriz apresentada na Tabela 1 foram gerados, pelo programa Hennig86, seis cladogramas igualmente parcimoniosos na opção mh*; bb* (fig. 21-26) com comprimento de árvore 27, índice de consistência 74 e índice de retenção 79.

Com a opção ponderação sucessiva também foram gerados seis cladogramas, de topologias iguais às dos anteriormente obtidos. Estes cladogramas apresentaram comprimento 155, índice de consistência 87 e índice de retenção 90.

Utilizando-se o comando Nelsen foram produzidos cladogramas de consenso estrito com a mesma topologia em ambas as opções (fig. 27).

Baseando-se nas topologias obtidas na opção mh*;bb* foi confeccionado manualmente o cladograma de consenso semi-estrito, no qual foi adicionada a distribuição dos caracteres (fig. 28).

A utilização, na análise, do grupo externo incluindo todas as espécies não pertencentes ao gênero *Cordiluroides* ou apenas o gênero *Agenamyia* não influenciou na topologia final das árvores, nem no comprimento e nem nos índices referentes a elas.

5. Discussão

CARPENTER (1988) sugere a aplicação da pesagem sucessiva dos caracteres (FARRIS, 1969; FARRIS, 1989) para escolher, dentre os cladogramas mais parcimoniosos, aquele que melhor representa a filogenia do grupo, sem a utilização do cladograma de consenso. Entretanto, ao submeter os dados à opção ponderação sucessiva, foram obtidas as mesmas seis topologias (fig. 21-26). Porém com maior número de passos (155), índice de consistência (87) e índice de retenção (90).

Como não foi possível escolher entre os cladogramas mais parcimoniosos o de melhor topologia, foram construídas árvores de consenso estrito e semi-estrito, para que as informações comuns fossem aproveitadas e as

conflitantes eliminadas. Apesar de CARPENTER (1988) afirmar que o cladograma de consenso é menos parcimonioso que os demais cladogramas resultantes.

A árvore de consenso estrito foi obtida pela aplicação do comando Nelsen. A árvore obtida pelo comando Nelsen é construída pelo método do consenso estrito e não pelo consenso de Nelson, como descrito por Fitzhugh (1989) e Platnick (1989) (*apud* MARINONI, 1995), uma vez que o cladograma resultante contém apenas os componentes presentes em todas as árvores iniciais e no método de Nelson a árvore de consenso combina os conjuntos mutuamente compatíveis ao menos em dois cladogramas (MARINONI, 1995).

Para testar o correlacionamento dos grupos pertencentes a tribo Coenosiini e a monofilia do gênero *Cordiluroides* realizou-se a análise cladística utilizando-se apenas o gênero mais basal como grupo externo. Observa-se nos cladogramas obtidos (fig. 21-28) a mesma distribuição para os gêneros apresentada por COURI & PONT (2000) (fig. 1).

O posicionamento de *Cordiluroides listrata* fora da politomia (em todos os cladogramas resultantes) que inclui as demais espécies do gênero decorre da descrição desta espécie na literatura estar mais completa e da possibilidade da observação de exemplares, tornando assim, os dados mais completos. Por outro lado, o posicionamento de *C. listrata* fora da politomia indica também sua posição mais basal no gênero.

A consistência dos dados também foi melhor, pelos mesmos motivos descritos acima, para a espécie *C. megalopyga*, que se apresenta fora da politomia em três (fig. 24-26) dos cladogramas resultantes. Utilizando-se o método de consenso semi-estrito (visto no Capítulo 1) obteve-se o relacionamento (*C. listrata* (*C. megalopyga* (*C. geniculata*, *C. bicolor*, *C. insularis*))).

Apesar do método de consenso estrito ser o mais fidedigno dentre os métodos de consenso (FOREY *et al.*, 1992) o cladograma de consenso semi-estrito apresentou uma maior resolução e por isso foi o escolhido como o cladograma conclusivo deste trabalho.

Para as demais espécies os dados foram levantados da literatura e alguns dos estados dos caracteres foram retirados da descrição do gênero, pois segundo M. S. Couri (comunicação pessoal), quando a informação não estivesse presente na descrição da espécie poderia ser retirada da descrição do gênero.

O caráter 5 foi ordenado como mostrado na fig. 27, por seus estados estarem ordenados naturalmente em uma seqüência linear. Se o caráter for encarado como não ordenado, o estado 2 passa a ser autapomorfia para *Plumispina longipilis* e tanto ele quanto o estado 1 passam a ter como estado plesiomórfico o estado 3.

6. Conclusões

A monofilia do gênero *Cordiluroides* Albuquerque, 1954 é sustentada pela presença de duas de listras dorsais no tórax (caráter 5) e pela presença de três cerdas pré-apicais no fêmur posterior (caráter 11).

O relacionamento filogenético entre os gêneros proposto por COURI & PONT (2000), foi confirmado pela análise. Ficando o gênero *Plumispina* Albuquerque, 1954, como grupo irmão *Cordiluroides* Albuquerque, 1954; *Spathipheromyia* Bigot, 1884 em uma posição intermediária no cladograma e o gênero *Agenamyia* Albuquerque, 1953 na posição mais basal do cladograma.

A análise filogenética resultou na seguinte relação entre as espécies do gênero *Cordiluroides*: (*C. listrata* (*C. megalopyga* (*C. geniculata*, *C. bicolor*, *C. insularis*))) no cladograma de consenso semi-estrito.

As descrições de literatura, utilizadas isoladamente, não oferecem uma boa base de dados quando se pretende fazer uma análise filogenética, sendo necessária a observação dos exemplares para dar mais consistência aos dados.

	1
	1234567890123
<i>Agenamyia fumipennis</i>	00-0000000100
<i>Agenamyia exotica</i>	0010000010000
<i>Spathipheromyia atra</i>	00-13-1110001
<i>Spathipheromyia guttipennis</i>	10-1301110101
<i>Spathipheromyia albiceps</i>	01-1311110001
<i>Plumispina longipilis</i>	02-1210-1-211
<i>Cordiluroides bicolor</i>	0101111001310
<i>Cordiluroides geniculata</i>	0201111001310
<i>Cordiluroides insularis</i>	1101111001310
<i>Cordiluroides listrata</i>	0131111001310
<i>Cordiluroides megalopyga</i>	0121111001310

1. Nível de inserção da antena: 0) acima da metade dos olhos [fig. 02, 04 e 05]; 1) abaixo da metade dos olhos [fig. 03].
2. Ciliação da arista: 0) nua [fig. 05]; 1) ciliada* em toda sua extensão [fig. 04]; 2) ciliada* apenas na base [fig. 02] (* os cílios são maiores que o diâmetro da arista na base).
3. Mancha na frente: 0) nula; 1) não abrangendo o triângulo ocelar e a base das cerdas fronto orbitais e frontais retrocurvas [fig. 06]; 2) abrangendo apenas a base das cerdas frontais retrocurvas e fronto-orbitais [fig. 07]; 3) abrangendo o triângulo ocelar e a base das cerdas frontais retrocurvas [fig. 08].
4. Largura da gena: 0) linear [fig. 05]; 1) não linear [fig. 02, 03 e 04].
5. Número de listras dorsais no tórax: 0) zero; 1) duas [fig. 09]; 2) três; 3) mais de três [fig. 10].
6. Disposição das cerdas no catepisterno: 0) não em triângulo equilátero [fig. 13]; 1) em triângulo equilátero [fig. 14].
7. Comprimento da cerda anterior do catepisterno: 0) mais curta que as demais [fig.13]; 1) semelhante as demais [fig. 14].
8. Cílios de revestimento da notopleura: 0) ausentes; 1) presentes.
9. Número de cerdas intra-alares pós suturais: 0) dois pares; 1) um par.
10. Formato da caliptra inferior: 0) glossiforme [fig. 11]; 1) transversa [fig. 12].
11. Número de cerdas pré-apicais no fêmur posterior: 0) zero; 1) uma; 2) duas; 3) três.
12. Relação entre a placa cercal e o epândrio: 0) mais de duas vezes mais longa [fig. 15, 16, 18 e 19]; 1) comprimento semelhante [fig. 17 e 20].
13. Projeções na borda posterior da placa cercal: 0) presentes [fig. 15 e 17]; 1) ausentes [fig. 16, 18, 19 e 20]

Tabela 1. Distribuição dos estados de caracteres entre os táxons terminais. O “-” indica que não há informações sobre o estado do caráter no táxon (“missing data”). Os códigos indicam apenas que os estados dos caracteres são diferentes, não fazendo referência a filogenia do caráter.

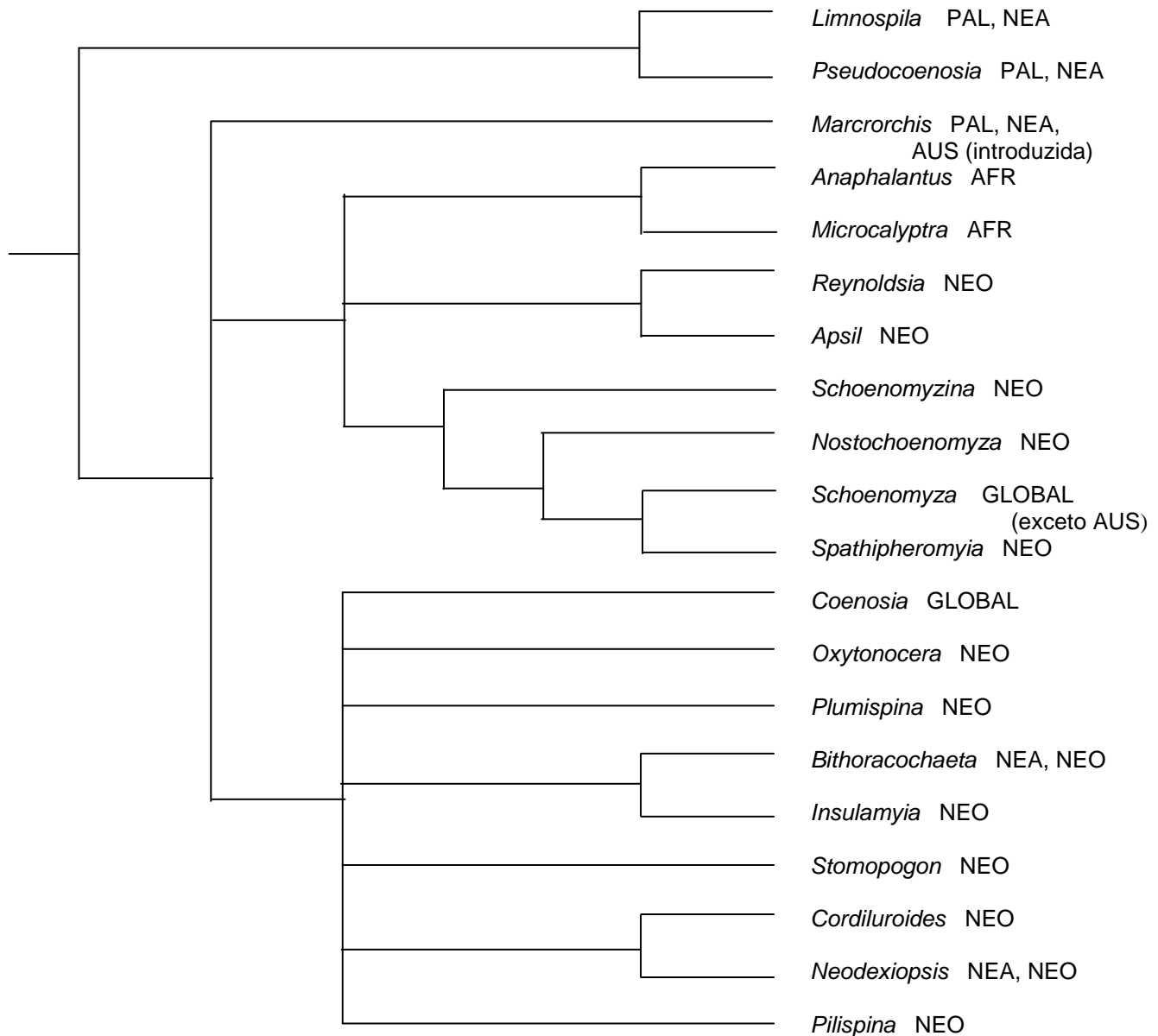


Figura 1. Cladograma dos gêneros da tribo Coenosiini mostrando o respectivo posicionamento filogenético de *Cordiluroides* Albuquerque, 1954 (modificado de COURI & PONT, 2000, para acrescentar a distribuição geográfica e distribuir os táxons de acordo com as sinonímias sugeridas no mesmo trabalho) Abreviaturas: AFR, Afrotropical; AUS, Australasiana/ Oceania; NEA, Neártica; NEO, Neotropical; PAL, Paleártica; ORI, Oriental e; GLOBAL, para os gêneros cosmopolitas.

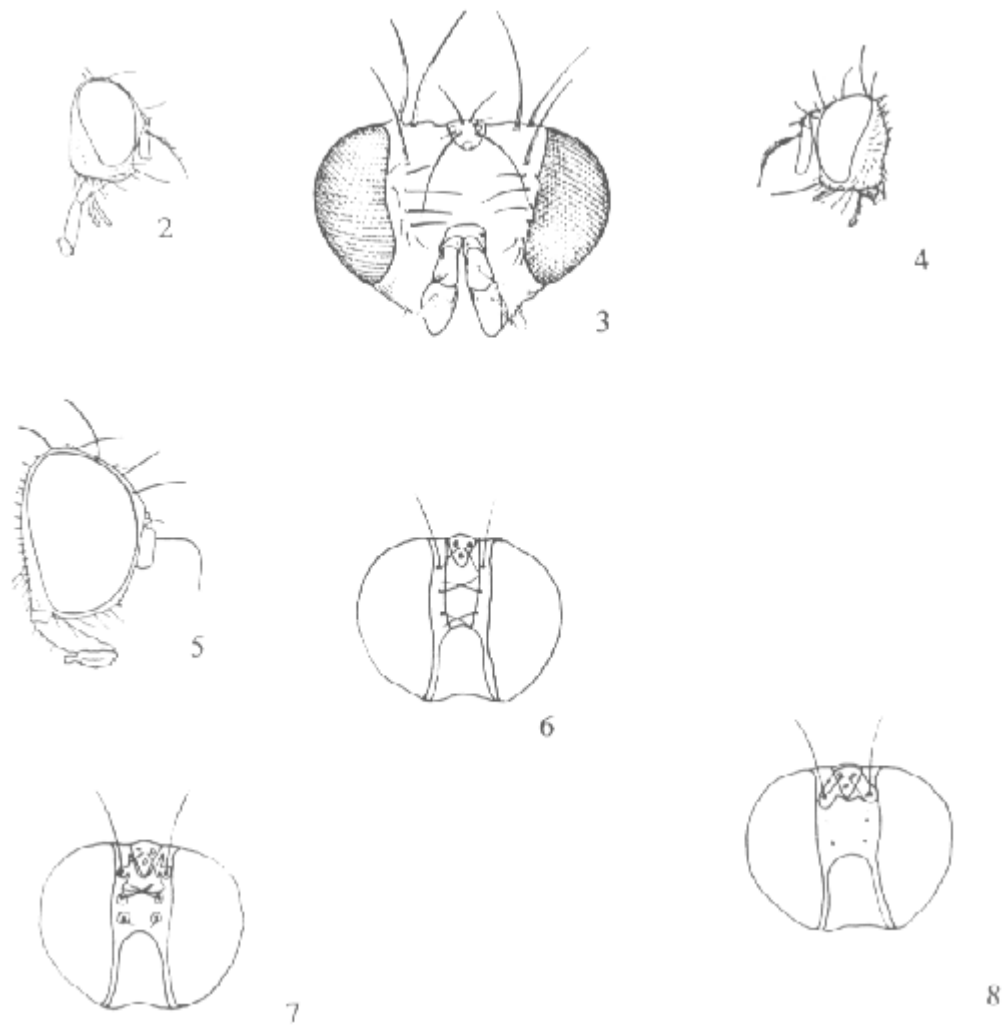


Figura 2-8. Fig. 2: cabeça de *Plumispina longipilis* Albuquerque, 1954, vista lateral (retirado de ALBUQUERQUE, 1954a); fig 3: cabeça de *Spathipheromyia guttipennis* (Thomson), vista frontal (retirado de COURI & PONT, 2000); fig. 4: cabeça de *Cordiluroides megalopyga* Albuquerque, 1954, vista lateral (modificado de ALBUQUERQUE, 1954b); fig. 5: cabeça de *Agenamyia fumipennis* Albuquerque, 1953, vista lateral (retirado de ALBUQUERQUE, 1953); fig. 6: cabeça de *Agenamyia exotica* Carvalho & Couri, 1992, vista frontal (esquemática, modificada a partir da fig. 1, estampa 1 de ALBUQUERQUE, 1953); fig. 7: cabeça de *Cordiluroides megalopyga* Albuquerque, 1954, vista frontal (*idem*); e fig. 8: cabeça de *Cordiluroides listrata* Albuquerque, 1954, vista frontal (*idem*). Figuras sem escala.

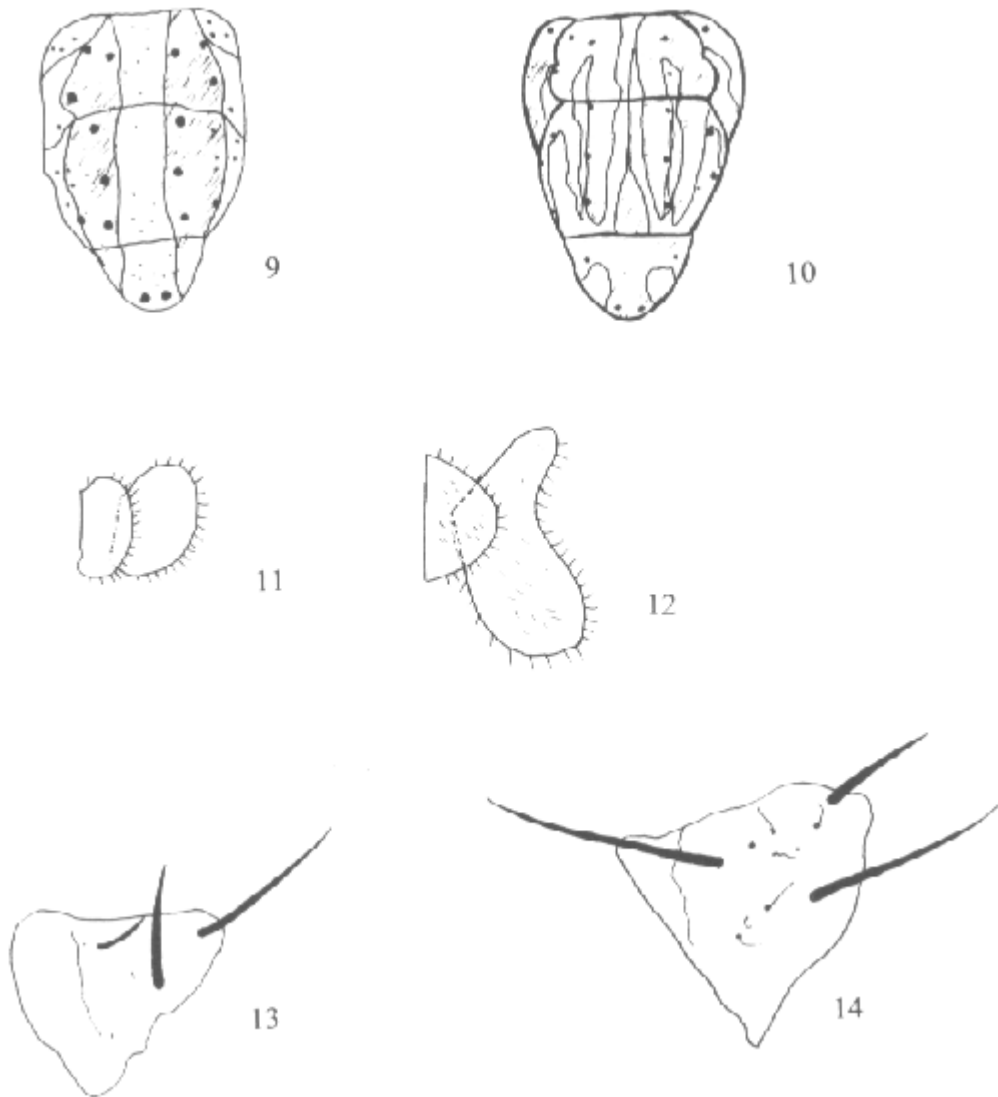


Figura 9-14. Fig. 9: tórax (esquemático) de *Cordiluroides listrata* Albuquerque, 1954, vista dorsal; fig. 10: tórax (esquemático) de *Spathipheromyia* sp, vista dorsal.; fig. 11: caliptra de *Agenamyia exotica* Carvalho & Couri, 1992; fig. 12: caliptra de *C. listrata*; fig. 13: catepisterno de *A. exotica*; fig. 14: catepisterno de *C. listrata*, figuras sem escala.

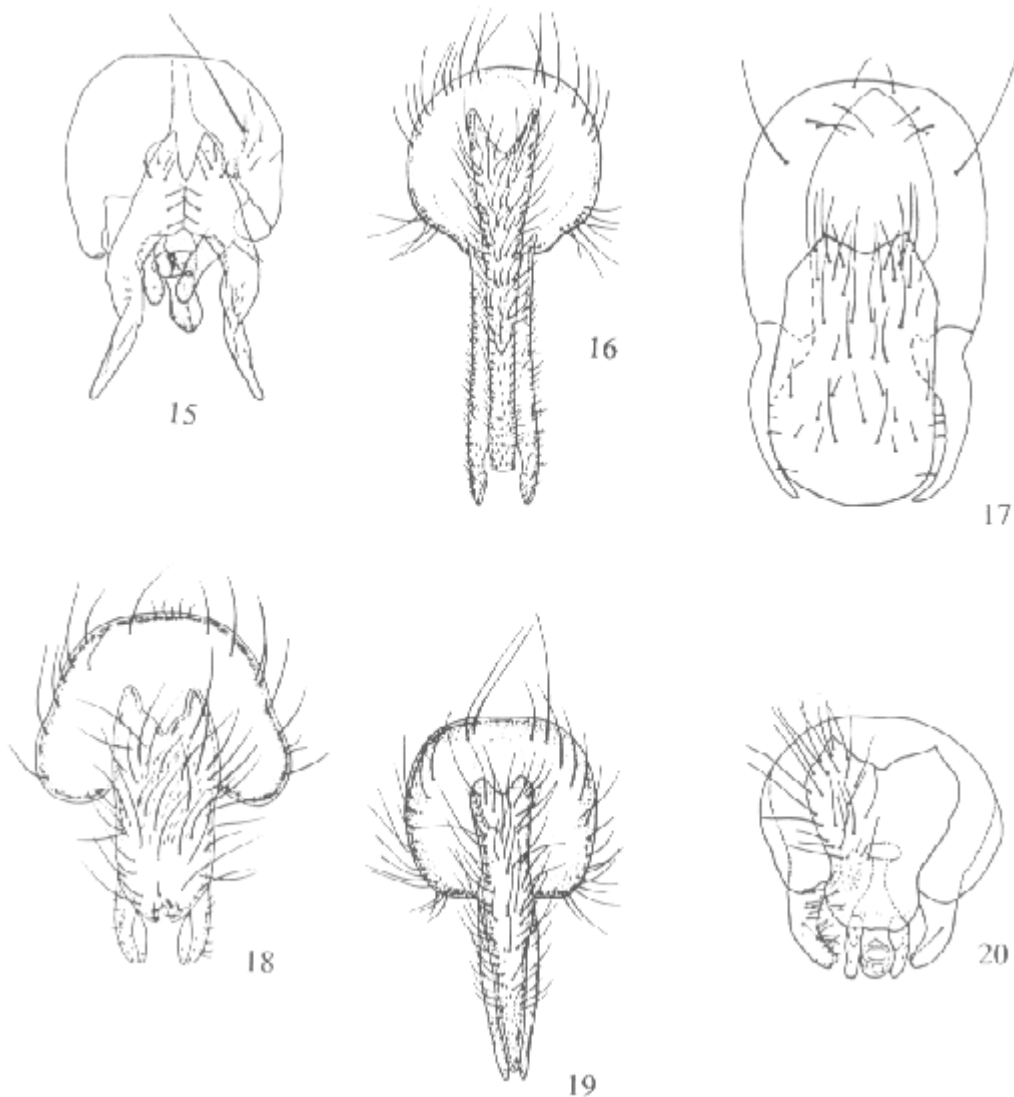
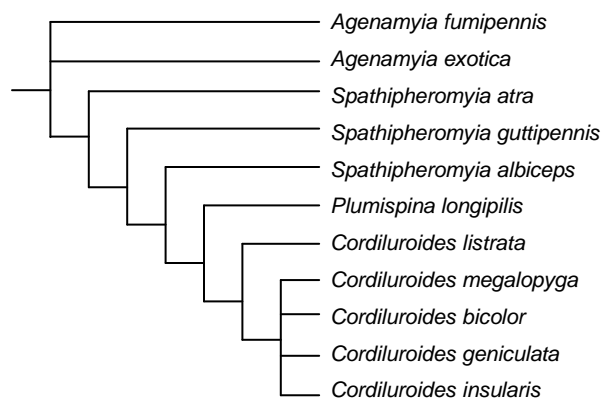
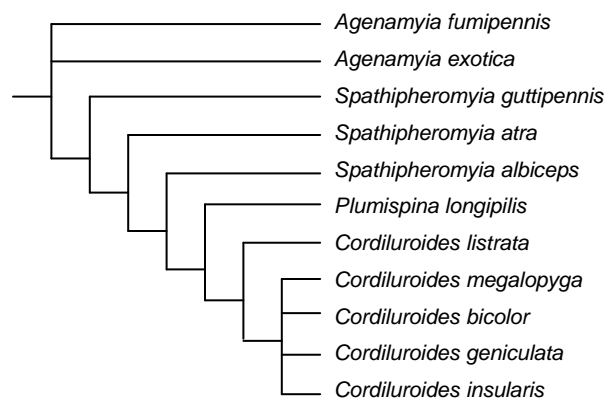


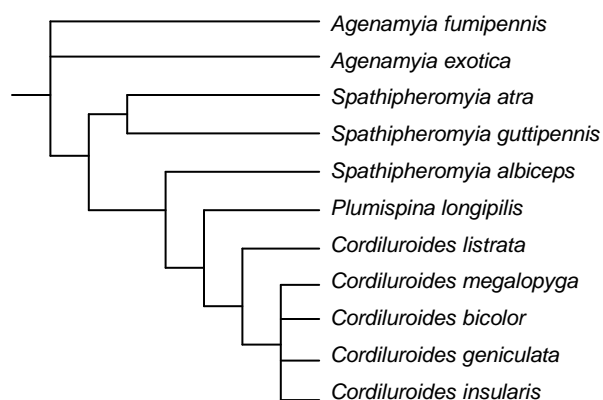
Figura 15-20. Fig. 15: genitália de *Agenamyia fumipennis* Albuquerque, 1953, vista dorsal (retirado de ALBUQUERQUE, 1953); fig. 16: placa cercal e surstylos de *Spathipheromyia albiceps* Malloch, 1934, vista dorsal (retirado de COURI, 1982); fig. 17: epândrio, placa cercal e surstylos de *Cordiluroides megalopyga* Albuquerque, 1954, vista dorsal (retirado de COURI & PAMPLONA, 1992); fig. 18: placa cercal e surstylos de *Spathipheromyia guttipennis* (Thomson, 1869), vista dorsal (retirado de COURI, 1982); fig. 19: placa cercal e surstylos de *Spathipheromyia atra* Malloch, 1934, vista dorsal (retirado de COURI, 1982) e; fig. 20: genitália de *Plumispina longipilis* Albuquerque, 1954, vista dorsal (retirado de ALBUQUERQUE, 1954a), figuras sem escala.



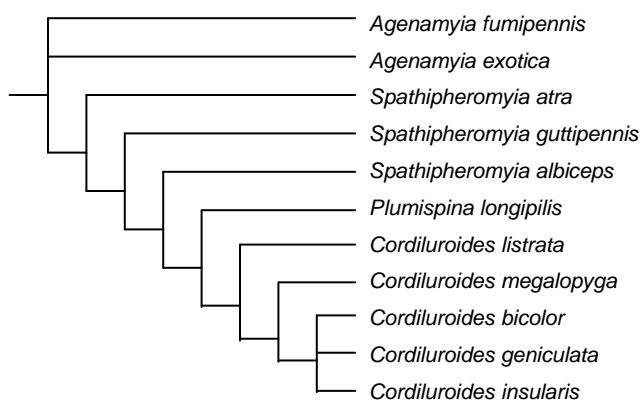
21



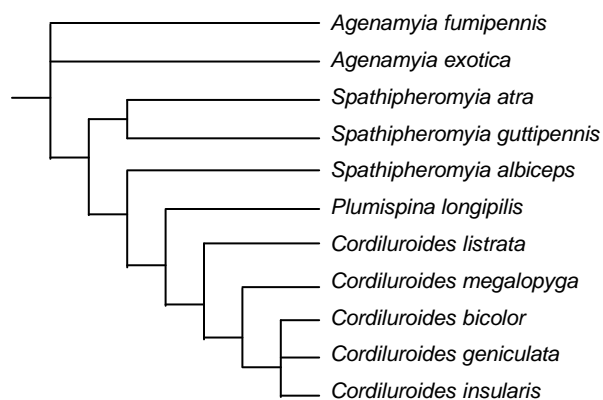
22



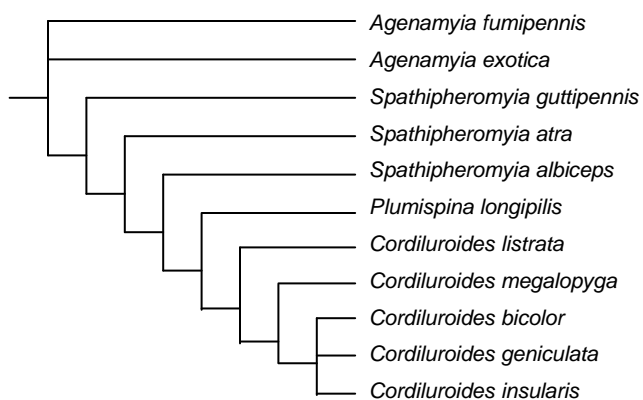
23



24



25



26

Figura 21-26: Topologia dos cladogramas resultantes da análise cladística da matriz codificada, apresentada na tabela 1, utilizando o programa Hennig86 versão 1.5, com os comandos mh*; bb*.

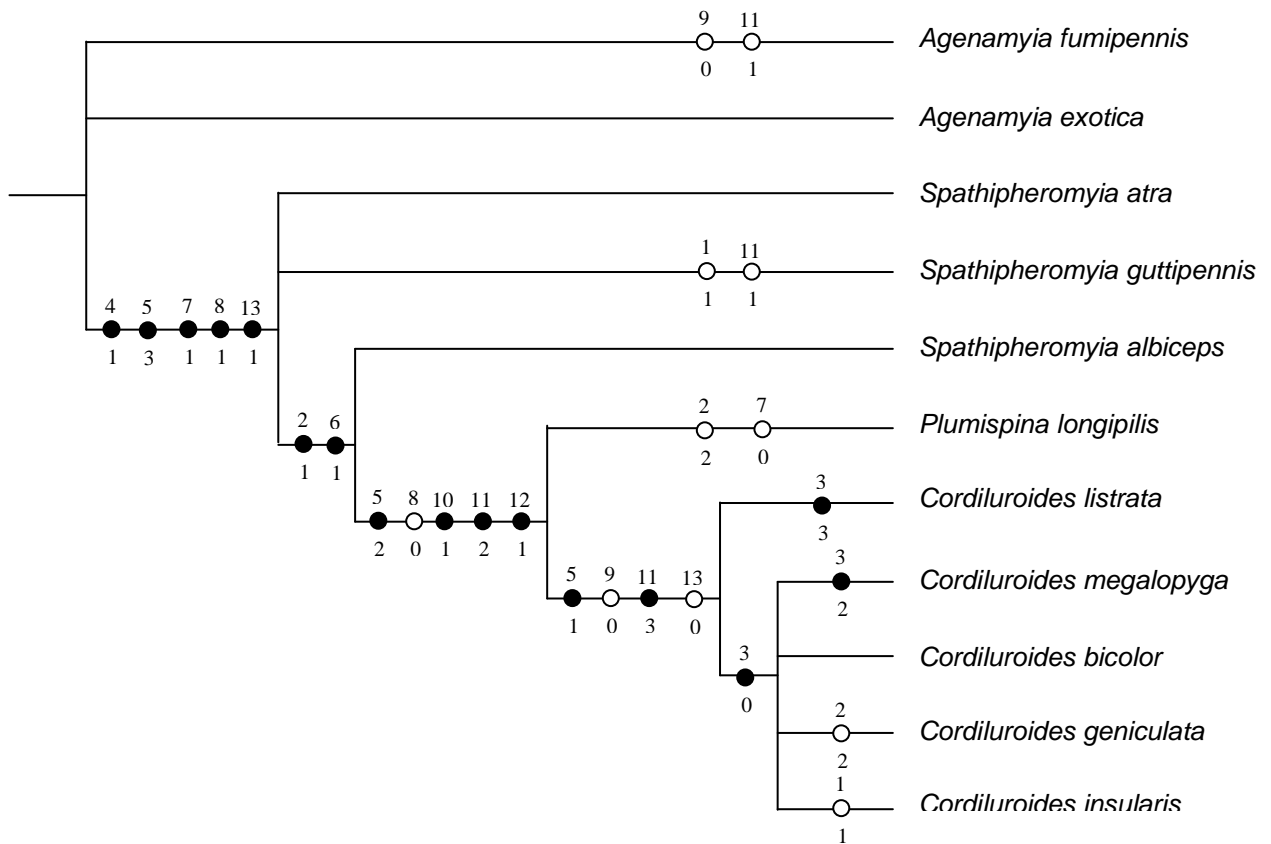


Figura 27: Cladograma de consenso estrito, obtido a partir da matriz de caracteres mostrada na tabela 1, mostrando o posicionamento filogenético dos táxons terminais e a distribuição dos estados dos caracteres. Os pontos negros representam as sinapomorfias e os pontos brancos as homoplasias. Matriz rodada no programa Hennig86 versão 1.5. Comandos mh*; bb*; Nelsen. Comprimento: 27, índice de consistência: 74 e índice de retenção:79

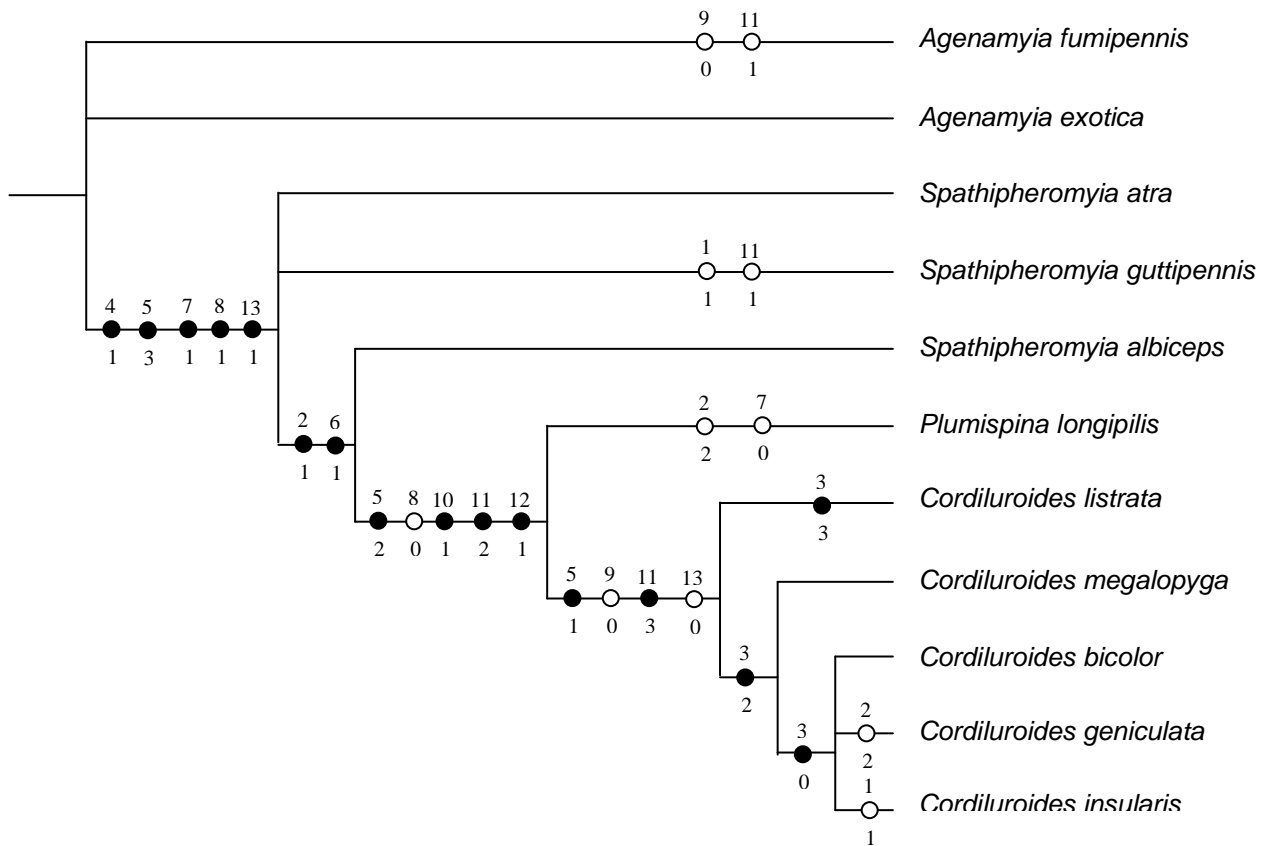


Figura 28: Cladograma de consenso semi-estrito mostrando o posicionamento filogenético dos táxons terminais e a distribuição dos estados dos caracteres. Os pontos negros representam as sinapomorfias e os pontos brancos as homoplasias. Cladograma confeccionado baseando-se nos cladogramas gerados pela aplicação dos comandos mh*; bb* (programa Hennig86 versão 1.5) na matriz de caracteres apresentada na tabela 1.

7. Referências Bibliográficas

- AMORIM, D. S. **Elementos básicos de Sistemática Filogenética**. 2ª edição, revista e ampliada. Ribeirão Preto: Holos Editora e Sociedade Brasileira de Entomologia, v. 4, p. 52-58, 1997.
- ALBUQUERQUE, D. O. Fauna do Distrito Federal. VII. Sobre um novo gênero e espécie nova de “Limnophorini”, com descrição do Alótipo fêmea de “Coenosopsia prima” Mall. capturada no Rio de Janeiro (Diptera, Muscidae). **An. da Acad. Brasileira de Ciências**, v. 25, n. 4, p. 519-525, Rio de Janeiro, 1953.
- ALBUQUERQUE, D. de O. Fauna do Distrito Federal. XV. Descrição de dois gêneros e quatro espécies novas de Coenosiinae (Diptera, Muscidae). **Rev. Brasil. Biol.**, v. 14, n. 2, p. 177-186, Rio de Janeiro, 1954 a.
- ALBUQUERQUE, D. de O. Fauna do Distrito Federal. XXI. Um gênero e três espécies novas de “Coenosiinae” (Diptera, Muscidae). **Rev. Brasil. Biol.**, v. 14, n. 4, p. 361-369, Rio de Janeiro, 1954 b.
- BONATTO, S. R. **Revisão e Análise Cladística de Mesembrinellidae stat. Rev. (Diptera, Oestroidea)**. Curitiba, 2001. 162 f. Tese (Doutorado em Entomologia) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.
- CARPENTER, J. M. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. **Cladistics**, v. 4, p. 291-296. 1988.
- CARVALHO, C. J. B. de. Revisão das espécies e posição sistemática de *Palpibracus* Rondani (Diptera, Muscidae). **Revta bras. Zool.**, v. 6, n. 2, p. 325-375, 1989.
- CARVALHO, C. J. B. de. **Muscidae (Diptera) da América do Sul: Taxonomia**. Curitiba, 2000. 198 f. Tese (Professor Titular), - Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

- CARVALHO, C. J. B. de; COURI, M. S. Descrição de *Agenamyia exotica*, sp. n. (Diptera, Muscidae), chave para as espécies do gênero e considerações sobre sua posição sistemática. **Revta. bras. Ent.**, v. 36, n. 1, p. 21-24, 1992.
- CARVALHO, C. J. B. de; COURI, M. S.; PONT, A. C.; PAMPLONA, D.; LOPES, S. M., Parte II. Muscidae. – In: CARVALHO, C. J. B. de [ed.]. **A Catalogue of the Fanniidae and Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region**. São Paulo: Sociedade Brasileira de Entomologia. 201 p. 1993.
- COURI, M. S. *Insulamyia*, gen. n., e notas sobre *Spathipheromyia* Bigot, 1884 (Diptera, Muscidae, Coenosiinae). **Revta. bras. Ent.**, v. 26, n. 1, p. 29-36. 1982.
- COURI, M. S. Descrição da fêmea de *Cordiluroides megalopyga* Albuquerque, 1954. **Revta bras. Biol.** v. 44, n. 2, p. 191-192. 1984.
- COURI, M. S.; PAMPLONA, D. *Cordiluroides* Albuquerque, 1954 (Diptera, Muscidae, Coenosiinae): redescritções, notas, sinonímia e chave para as espécies. **Revta. bras. Biol.** v. 36, n. 2, p. 255-262. 1992.
- COURI, M. S. C.; PONT, A. C. A key to the world genera of the Coenosiini (Diptera, Muscidae, Coenosiinae). **Studia dipterologica**, v. 6, n. 1, p. 93-102. 1999.
- COURI, M. S.; PONT, A. C. Cladistic analysis of Coenosiini (Diptera: Muscidae: Coenosiinae). **Syst. Entomol.** n. 25, p. 373-392, London, 2000.
- FARRIS, J. S. **Reference manual version 1,5**. James S. Farris, 18 p. 1988.
- LOPES, S. M.; COURI, M. S. Notas nomenclaturais sobre *Tetramerinx*, Berg, 1898 e redescritção de *Tetramerinx unica* (Stein), 1989 (Diptera, Muscidae) **Bol. Mus. Nac. N. S., Zool.**, Rio de Janeiro. 333: p. 1-10. 1989.
- MARINONI, L. **Análise cladística de Sciomyzidae Fallén, 1820 (Diptera)**. Curitiba, 1995. 144 f. Tese (Doutorado em Entomologia) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

- McALPINE, J. F. Morfology and Terminology, p. 9-63. *In*: McALPINE, J. F.; PETERSON, B. V.; SHEWELL, G. E.; TESKEY, H. J.; VOCKEROTH, J. R.; WOOD, D. M. (coords.). **Manual of Nearctic Diptera**. Ottawa: Agriculture Canada Research Branch, v. 1, Monograph 27, p. 9-63. 1981.
- NIXON, K. C., 1999. WINCLADE, *beta* version 0.9.9. Published by the author: L. H. Bailey Hoortorium, Cornell University, Ithaca, New York. Available as shareware via <<http://www.Cladistics.com/>>
- NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. On outgroups. **Cladistics**, v. 9, p. 413-326. 1993.
- PONT, A.C. Family Muscidae. *In*: PAPAVERO, N. (ed.). **A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States**. São Paulo: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, n. 97, p. 1-11. 1972.
- RAMOS, T. C., 1997. **Tree Gardener versão 2.2.1**. programa disponível na internet em <http://www.ib.usp.br/~christy/tree.html> como "freeware".

Anexo 1. Lista do Material Examinado:

- *C. listrata* Albuquerque, 1954. BRASIL. Paraná: Morretes, Estação do IAPAR, uma fêmea, 19-20.X.1984; duas fêmeas, 3.IV.1985, Arm. luminosa.
- *C. megalopyga* Albuquerque, 1954. BRASIL. Paraná: Morretes, Estação do IAPAR, uma fêmea, 19-20.X.1984; uma fêmea, 11.II.1985, Arm. luminosa.
- Parátipo: *Agenamyia exotica* Carvalho e Couri, 1990. PANAMÁ. Zona do Canal: Barro Colorado Is. uma fêmea e um macho, 28.II.1967; duas fêmeas, 22.III.1967; um macho, 13.IV.1967; uma fêmea, V.1967; um macho, 4-5.V.1967. Malaise Trap (Roger D. Akre col).
- *Spathipheromyia* sp. Albuquerque. CHILE. Volcán Callequen, um macho, II.1958 (L. E. Peña col.); Cord. Lonquimay, Sierra Nevada, uma fêmea, I.1962 (L. E. Peña col.); Santiago: Cord. De la Costa, Cantillina, um macho, XII.1969 (L. E. Peña col).