

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

DANIEL NEGOSEKI ROBALO COSTA

**ANÁLISES CLADÍSTICA E BIOGEOGRÁFICA DAS ESPÉCIES DO GÊNERO
RHYSOPHORA CRESSON (DIPTERA, EPHYDRIDAE)**

CURITIBA

2013

DANIEL NEGOSEKI ROBALO COSTA

**ANÁLISES CLADÍSTICA E BIOGEOGRÁFICA DAS ESPÉCIES DO GÊNERO
RHYSOPHORA CRESSON (DIPTERA, EPHYDRIDAE)**

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

Orientadora: Prof^a Dr^a Luciane Marinoni

Co-orientador: Dr. Wayne Neilsen Mathis

CURITIBA

2013

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas
(Telma Terezinha Stresser de Assis –CRB/9-944)

Costa, Daniel Negoseki Robalo

Análises cladística e biogeográfica das espécies do gênero *Rhysophora* Cresson (Diptera, Ephydriidae)./ Daniel Negoseki Robalo Costa. – Curitiba, 2013.

80 f. : il. ; 30cm.

Orientadora: Luciane Marinoni

Co-orientador: Wayne Neilsen Mathis

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia).

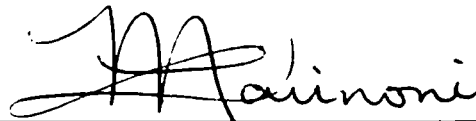
1. Biogeografia. 2. Análise cladística. 3. Plantas aquáticas. 4. Díptero.
I. Título II. Marinoni, Luciane. III. Mathis, Wayne Neilsen. IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia).

CDD (20. ed.) 595.77

DANIEL NEGOSEKI ROBALO COSTA

**"ANÁLISES CLADÍSTICA E BIOGEOGRÁFICA DAS ESPÉCIES DO GÊNERO
RHYSOPHORA CRESSON (DIPTERA, EPHYDRIDAE)"**

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de "Mestre em Ciências Biológicas", no Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



Profa. Dra. Luciane Marinoni (Orientadora)
(UFPR)



Profa. Dra. Márcia Souto Couri
(UFRJ)



Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho
(UFPR)

Curitiba, 18 de abril de 2013.

With respect to plants, it has long been known what enormous ranges many freshwater and even marsh-species have, both over continents and to the most remote oceanic islands.

Charles Darwin (1859), *On the Origin of Species*

AGRADECIMENTOS

A minha orientadora, Prof^a Dr^a Luciane Marinoni, com quem trabalhei durante toda a minha graduação, pela dedicação, iniciativa, boa vontade e paciência dispensadas.

Ao meu co-orientador, Dr. Wayne Neilsen Mathis, por toda a atenção, conhecimento, empréstimo de material e conselhos, sem os quais este e outros trabalhos não poderiam ser realizados.

A equipe do TAXONLINE – Rede Paranaense de Coleções Biológicas (Vitor, Norma e toda a equipe) pela produção das fotos, cessão de material e toda a ajuda dispensada.

A todos os meus colegas do laboratório – Adriana Couto Pereira, Amanda Ciprandi Pires, Mírian Nunes Morales, Frederico Kirst, Silvana Lampert e Marcoandre Savaris pela ajuda adicional, apoio e por todos esses anos de ótima convivência.

A minha família (meu pai Eduardo Robalo da Costa, minha mãe Dora Negoseki, meu irmão Rodrigo Negoseki Robalo Costa) por estar sempre presente apesar da distância. Sem o carinho e apoio de vocês eu não poderia estar onde estou. Eu os amo muito.

A todos os amigos do mestrado, pelos dois anos de companheirismo e apoio mútuo.

RESUMO

O gênero *Rhysophora* compreende pequenos dípteros que ocorrem por todo o Novo Mundo, e sua biologia é associada a plantas aquáticas de grande distribuição. Com o intuito de investigar as relações filogenéticas entre as espécies do gênero, foi realizada uma análise cladística baseada na morfologia externa dos adultos. Foram incluídas nove espécies do gênero *Rhysophora*, cinco descritas anteriormente na literatura e incluídas quatro espécies novas, bem como cinco espécies da tribo Discomyzini como grupos-externos. A análise cladística foi realizada com pesagem igual de caracteres. Também foi realizada uma análise pan-biogeográfica de traços, estudando o padrão distribucional de *Rhysophora*. O resultado da análise cladística mostrou que *Rhysophora* é um grupo monofilético, com a seguinte topologia (*R. griseola* ((*R. liropus* + *R. robusta*) + ((*R. ardeoceras* + *Rhysophora* sp. n. 4) + (*R. laffooni* + *Rhysophora* sp. n. 1 + *Rhysophora* sp. n. 2 + *Rhysophora* sp. n. 3))))). Foram obtidos diversos clados dentro do gênero, associados a plantas aquáticas específicas. Os traços generalizados obtidos suportaram a classificação de áreas de endemismo proposta por Morrone (2006) para Região Neotropical, mas mostraram pouca congruência com a hipótese filogenética das espécies. Com base na filogenia obtida, no padrão biogeográfico das espécies de *Rhysophora*, e com informações filogenéticas e biogeográficas das plantas hospedeiras, propõe-se a seguinte hipótese biogeográfica: o gênero *Rhysophora* teria origem em algum momento do período Terciário, na Região Neotropical, onde teria evoluído sua associação inseto-plantas. Posteriormente teriam se dispersado para Região Neártica através da América Central e Caribe, acompanhando a dispersão de suas plantas hospedeiras. As mudanças climáticas do Quaternário possivelmente tiveram importância na distribuição atual das espécies do gênero na América do Sul.

Palavras-chave: Biogeografia, cladística, Ephydriidae, plantas aquáticas, *Pistia stratiotes*, *Pontederia*, *Rhysophora*.

ABSTRACT

The genus *Rhysophora* comprises small flies that occur in all over the New World and their biology is associated to widespread aquatic plants. A cladistic analysis based on external morphology of adult specimens was performed to investigate the phylogenetic relationships among the species. Nine species of genus *Rhysophora* were included, five previously described and four new species, as well as five species from Discomyzini as out-groups. The analysis was performed using equal weighting. In order to understand the geographical distribution pattern of the species of the genus a panbioeographic track analysis was performed. The cladistic analysis shows *Rhysophora* as a monophyletic group and the topology is the following: (*R. griseola* ((*R. liropus* + *R. robusta*) + ((*R. ardeoceras* + *Rhysophora* sp. n. 4) + (*R. laffooni* + *Rhysophora* sp. n. 1 + *Rhysophora* sp. n. 2 + *Rhysophora* sp. n. 3))))). Several clades associated with specific aquatic plants within genus were obtained. Generalized tracks supports areas of endemism proposed by Morrone (2006), but shows almost no congruence with phylogenetic hypothesis. Based on the phylogeny obtained, biogeographic pattern of *Rhysophora* species and phylogenetic and biogeographic information from host-plants, the following hypothesis is proposed: the origin of the genus *Rhysophora* occurred during the Tertiary period at the Neotropical Region, where insect-plant association was evolved. Afterwards, the species spread to the Nearctic Region through Central America and Caribe following their host-plant dispersal. Climatic changes on Quaternary probably had importance in the current distribution of South America species.

Key-words: aquatic plants, biogeography, cladistics analysis, Ephydriidae, *Pistia stratiotes*, *Pontederia*, *Rhysophora*.

LISTA DE FIGURAS

Figuras 1-12. Cabeça do macho, vista frontal. (1) *Helaeomyia petrolei*; (2) *Discomyza maculipennis*; (3) *Mimapsilopa mathisi*; (4) *Guttipsilopa (N.) stonei*; (5) *Paratissa neotropica*; (6) *Rhysophora griseola*; (7) *R. robusta*; (8) *Rhysophora sp. n. 4*; (9) *R. laffooni*; (10) *Rhysophora sp. n. 1*; (11) *Rhysophora sp. n. 2*; (12) *Rhysophora sp. n. 3*. Escala: 0,1 mm..... 50

Figuras 13-24. Hábito do macho, vista lateral. (13) *Helaeomyia petrolei*; (14) *Discomyza maculipennis*; (15) *Guttipsilopa (N.) stonei*; (16) *Mimapsilopa mathisi*; (17) *Paratissa neotropica*; (18) *Rhysophora griseola*; (19) *R. robusta*; (20) *Rhysophora sp. n. 4*; (21) *R. laffooni*; (22) *Rhysophora sp. n. 1*; (23) *Rhysophora sp. n. 2*; (24) *Rhysophora sp. n. 3*. Escala: 1 mm. 51

Figuras 25-31. Asa. (25) *Discomyza maculipennis* (Fonte: Mathis & Zatwarnicki 2005: Fig. 21); (26) *Rhysophora robusta*; (27) *R. ardeoceras* (Fonte: Mathis 1977: Figs 18-19); Micrografia eletrônica de varredura de *Rhysophora ardeoceras* e *R. robusta*. *R. robusta*: (28) Tarsômero basal posterior, vista lateral; (29) Tarsômero basal posterior, detalhe da vista ventral; *R. ardeoceras*: (30) Tarsômero basal posterior, vista lateral; (31) Tarsômero basal posterior, detalhe da vista ventral (Fonte: Rao & Mathis 1995: Figs 14-15, 17-18)..... 52

Figuras 32-36. *Mimapsilopa mathisi*. (32) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (33) Idem, vista lateral; (34) Genitália, vista posterior; (35) cláspes com dois processos, vista lateral; (36) Genitália, vista lateral. Escala: 0,1 mm. 53

Figuras 37-41. *Discomyza maculipennis*. (37) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (38) Idem, vista lateral; (39) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], cláspes, hipândrio, placa subepândrial, pré-gonitos), vista posterior; (40) Cláspes esquerdo, vista lateral; (41) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], cláspes, hipândrio, placa subepândrial, pré-gonitos), vista lateral. Escala: 0,1 mm. (Fonte: Mathis & Zatwarnicki 2005: Figs 1-5). 54

Figuras 42-45. *Rhysophora robusta*. (42) Terminália do macho (cercos, epândrio, cláspes, surstilos), vista posterior; (43) Idem, vista lateral; (44) Genitália (apódema edeagal, edeago

[cinza], hipândrio) vista posterior; (45) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio, pré-gonitos), vista lateral. Escala: 0,1 mm. 55

Figuras 46-51. *Rhysophora ardeoceras*. (46) Terminália do macho (cercos, epândrio, cláspes, surstilos), vista posterior; (47) Idem, vista lateral; (48) Hipândrio, vista anterior; (49) Pré-gonito; (50) Apódema edeagal e edeago [cinza], vista ventral; (51) Idem, vista lateral. Escala: 0,1 mm. 56

Figuras 52-57. *Rhysophora griseola*. (52) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (53) Idem, vista lateral; (54) Apódema edeagal e edeago, vista posterior; (55) Cláspes; (56) Hipândrio, vista posterior; (57) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio, pré-gonitos), vista lateral. Escala: 0,1 mm. 57

Figuras 58-62. *Rhysophora laffooni*. (58) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (59) Idem, vista lateral. (60) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (61) Cláspes; (62) Genitália (apódema edeagal, cláspes, edeago [cinza], hipândrio, pré-gonitos) vista lateral. Escala: 0,1 mm. 58

Figuras 63-67. *Rhysophora* **sp. n. 2**. (63) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (64) Idem, vista lateral. (65) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (66) Cláspes; (67) Genitália, (apódema edeagal, cláspes, edeago [cinza], hipândrio, pré-gonitos), vista lateral. Escala: 0,1 mm. 59

Figuras 68-71. *Rhysophora* **sp. n. 1**. (68) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (69) Idem, vista lateral. (70) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (71) Cláspes; (72) Genitália (apódema edeagal, cláspes, edeago [cinza], pré-gonitos, hipândrio), vista lateral. Escala: 0,1 mm. 60

Figuras 72-76. *Rhysophora* **sp. n. 3**. (72) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (73) Idem, vista lateral. (74) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (75) Cláspes; (76) Genitália, (apódema edeagal, edeago [cinza], pré-gonitos, hipândrio), vista lateral. Escala: 0,1 mm. 61

Figuras 77-80. *Rhysophora* sp. n. 4. (77) Terminália do macho (cercos, epândrio, cláspes, surstilos), vista posterior; (78) Idem, vista lateral. (79) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (80) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio, pré-gonito), vista lateral. Escala: 0,1 mm..... 62

Figura 81. Relações filogenéticas em *Rhysophora*. Cladograma mais parcimonioso obtido sobre pesagem igual dos caracteres (79 passos, Ci=79 e Ri=85). (●) correspondem a homologias e (○) correspondem a homoplasias. Os números nos retângulos indicam o valor do suporte de Bremer absoluto. 63

Figura 82. Filogenia de *Rhysophora* e traços individuais das espécies do gênero. Traço cinza corresponde à distribuição de *R. griseola*, traço lilás à do clado robusta, traço azul à do clado *ardeoceras* e traço verde à do clado *laffooni*..... 64

Figura 83. Traços generalizados para *Rhysophora*. 1, *R. laffooni* + *R. robusta*; 2, *R. ardeoceras* + *R. griseola*; 3, *Rhysophora* sp. n. 3 + *Rhysophora* sp. n. 4; 4, *Rhysophora* sp. n. 1 + *Rhysophora* sp. n. 2. 65

Figura 84. Distribuição geográfica de *Rhysophora laffooni* (○) e *Rhysophora robusta* (■)... 66

Figura 85. Distribuição geográfica das espécies de *Rhysophora ardeoceras* (●), *Rhysophora griseola* (□), *Rhysophora* sp. n. 3 (▲). 67

Figura 86. Distribuição geográfica das espécies de *Rhysophora liopus* (○), *Rhysophora* sp. n. 1 (□), *Rhysophora* sp. n. 2 (●), *Rhysophora* sp. n. 4 (▲). 68

LISTA DE TABELAS

| | |
|---|----|
| Tabela I. Listagem das espécies do gênero <i>Rhysophora</i> usados na análise cladística, com indicação da respectiva planta-hospedeira e distribuição geográfica. | 45 |
| Tabela II. Listagem dos gêneros e espécies usados como grupos-externos na análise cladística, com indicação da respectiva distribuição geográfica. | 45 |
| Tabela III. Registros de ocorrência das espécies de <i>Rhysophora</i> compiladas da literatura e obtidas através de coletas. | 46 |
| Tabela IV. Matriz dos estados de caracteres. | 48 |

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1. INTRODUÇÃO | 14 |
| A família Ephydriidae | 14 |
| Subfamília Discomyzinae e tribo Discomyzini | 15 |
| O gênero <i>Rhysophora</i> Cresson..... | 15 |
| Aspectos gerais e biologia de <i>Rhysophora</i> | 17 |
| 2. OBJETIVOS | 19 |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS..... | 20 |
| Material examinado..... | 20 |
| Coletas..... | 20 |
| Táxons terminais | 20 |
| Estudo morfológico | 21 |
| Identificação e terminologia..... | 22 |
| Delineamento dos caracteres e estados de caracteres | 22 |
| Análise de parcimônia..... | 23 |
| Construção dos mapas..... | 23 |
| Área de estudo – Regiões Neártica e Neotropical..... | 24 |
| Análise de traços | 24 |
| 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO | 25 |
| Listagem dos caracteres e estados de caracteres | 25 |
| Análise de parcimônia..... | 32 |
| Gênero <i>Rhysophora</i> Cresson..... | 33 |
| Posição de <i>Rhysophora</i> em Discomyzini..... | 34 |
| Padrão de distribuição das espécies de <i>Rhysophora</i> | 35 |
| 5. CONCLUSÕES | 38 |
| 6. CONSIDERAÇÕES FINAIS | 38 |
| 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 40 |
| APÊNDICE 1: TABELAS | 44 |
| APÊNDICE 2: FIGURAS | 49 |
| APÊNDICE 3: TAXONOMIA..... | 69 |
| APÊNDICE 4: MATERIAL EXAMINADO | 79 |

1. INTRODUÇÃO

A ordem Diptera possui cerca de 152.000 espécies descritas (Grimaldi & Engel 2005), com 157 famílias atualmente reconhecidas e representa 10-15% das espécies animais conhecidas (Yeates et al. 2007).

Wiegmann et al. (2011) realizaram um estudo filogenético baseado em caracteres moleculares e morfológicos, incluindo 149 das 157 famílias de Diptera reconhecidas. De acordo com o relacionamento filogenético apresentado neste estudo, a família Ephydriidae é um grupo monofilético incluído no clado Ephydroidea. Este por sua vez é o grupo-irmão de Calyptratae, incluído no agrupamento Schizophora.

Diversas famílias foram propostas como grupo-irmão de Ephydriidae ao longo do tempo. Hennig (1958) propôs como grupo-irmão a família Camillidae, mas Hennig (1971) concluiu que seria Diastatidae. Grimaldi (1990), por sua vez, retomou a hipótese de Hennig (1958), sendo Diastatidae o grupo-irmão de (Camillidae + Ephydriidae). A hipótese mais recente indica Ephydriidae como grupo-irmão de todas as demais famílias que compõem a superfamília Ephydroidea (Wiegmann et al. 2011).

A família Ephydriidae

Ephydriidae é uma família composta por aproximadamente 1.800 espécies distribuídas em cerca de 110 gêneros e possui representantes em todas as regiões biogeográficas (Mathis & Zatwarnicki 1995). Estes pequenos dípteros acaliptrados normalmente ocorrem em habitats aquáticos e semiaquáticos como brejos, margens de rios e lagoas e litoral marinho, sendo assim comumente conhecidos como “*shore flies*” ou “*brine flies*”.

Embora a maior parte das espécies possua formas imaturas aquáticas ou semiaquáticas, diversos gêneros possuem modificações estruturais e comportamentais que os adaptaram a uma grande diversidade de habitats, muitos destes inóspitos, como fontes termais sulfurosas altamente alcalinas, lagos salinos ou poças de petróleo cru (Foote, 1995).

No Brasil são registradas cerca de 80 espécies distribuídas em 28 gêneros (Mathis & Zatwarnicki 1995) e representam uma pequena parte da diversidade da família na região. Dr. Wayne N. Mathis (comunicação pessoal) em estágio de Pesquisador Visitante no Brasil, no período de dezembro/2009 a maio/2010, registrou em uma primeira avaliação 169 espécies em 48 gêneros, sendo destas, aproximadamente, 39 novas.

A família Ephydriidae, de acordo com a hipótese filogenética apresentada por Zatwarnicki (1992), é dividida em cinco subfamílias: Ephydrinae (quatro tribos e mais de 460 espécies), Hydrelliinae (três tribos e 527 espécies), Gymnomyzinae (seis tribos e 373 espécies), Ilytheinae (três tribos e 194 espécies) e Discomyzinae, atualmente composta por duas tribos e cerca de 193 espécies.

Subfamília Discomyzinae e tribo Discomyzini

Discomyzinae é uma das menores subfamílias de Ephydriidae. Está dividida nas tribos Psilopini, com 11 gêneros e cerca de 143 espécies e Discomyzini, também com 11 gêneros e cerca de 50 espécies.

Não há na literatura uma proposta de relacionamento entre os gêneros destas duas tribos.

Dentre as espécies de Discomyzini, algumas apresentam biologia e comportamentos bastante especializados, como o gênero *Discomyza* Meigen, cujas larvas se alimentam de caramujos mortos (Mathis & Zatwarnicki 2005) ou *Helaeomyia petrolei* Coquillett, a mosca do petróleo (Thorpe 1930). Nesta tribo está alocado o gênero *Rhysophora* Cresson, objeto de estudo deste trabalho.

O gênero *Rhysophora* Cresson

As espécies incluídas neste gênero são pequenos dípteros com 2,2 a 4,4 milímetros de comprimento e apresentam cores que variam do cinza-escuro ao castanho-escuro. Cresson (1924) descreveu *Rhysophora* como um gênero monotípico para a espécie *Rhysophora robusta*. Cresson (1946), transferiu duas espécies descritas anteriormente, *Psilopa umbrosa* Loew (1862) e *P. caeruleiventris* Loew (1862), para *Rhysophora*. Mathis & Wirth (1977), por

sua vez, transferiram estas duas mesmas espécies para *Nesopsilopa* Mathis & Wirth. Mathis & Zatwarnicki (1990) consideraram, no entanto, *Nesopsilopa* como um subgênero de *Guttipsilopa* Wirth.

Desde a descrição original de *Rhysophora* a maioria das referências para o gênero tem sido parte de estudos gerais, tal como chaves para gêneros (Cresson 1942, Sturtevant & Wheeler 1954, Wirth & Stone 1956) ou catálogos regionais e mundiais (Wirth 1965, 1968, Mathis & Zatwarnicki 1995).

Até o momento duas revisões foram publicadas para o gênero: Mathis (1977) e Rao & Mathis (1995).

Mathis (1977) descreveu duas novas espécies para o gênero, *R. liropus* e *R. ardeoceras*; Rao & Mathis (1995) descreveram *R. griseola*. Nestes dois trabalhos foram apresentadas as primeiras inferências sobre o possível relacionamento filogenético entre as espécies.

Mathis (1977) propôs uma hipótese filogenética para as espécies do gênero. Para este autor, *Rhysophora* seria um grupo monofilético suportado por quatro sinapomorfias, formado pelo clado ((*R. robusta* + *R. liropus*) *R. ardeoceras*). Não houve indicação de um grupo-irmão para *Rhysophora*. As quatro sinapomorfias propostas são: comprimento da cerda vertical externa $\frac{1}{2}$ ou menor que a interna; tarso basal posterior do macho suavemente dilatado; fila de cerdas curvadas, claras e distintas inseridas no tarso basal posterior do macho; cerdas ocelares pseudo-posteriores divergentes. Foi a primeira vez que estes quatro caracteres foram usados para que o gênero fosse melhor definido.

Rao & Mathis (1995), além da revisão do gênero, apresentaram uma análise cladística que resultou em duas hipóteses filogenéticas: o clado *robusta* (*R. robusta* + *R. liropus*) com *R. ardeoceras* e *R. griseola* em politomia. Os autores defendem que *R. ardeoceras* representaria melhor o grupo-irmão por que as sinapomorfias que sustentam o clado ((*R. robusta* + *R. liropus*) *R. ardeoceras*) são baseadas na terminália do macho e, portanto, seriam mais confiáveis. A análise usou dois gêneros como grupos-externos: *Guttipsilopa* Wirth e *Helaeomyia* Cresson. Segundo a análise, o grupo-irmão de *Rhysophora* seria *Guttipsilopa*. O clado (*Rhysophora* + *Guttipsilopa*) é sustentado por uma única sinapomorfia: perda

secundária das cerdas presentes na base da veia R_{2+3} , face dorsal da asa. A presença destas cerdas é uma sinapormofia da tribo Discomyzini, mas Zatwarnicki (1992) interpreta a ausência das cerdas em *Guttipsilopa* e *Rhysophora* como uma perda secundária.

Deonier (1998) descreveu *Rhysophora laffooni* e apresentou diversos aspectos da biologia desta espécie, mas sem apresentar nenhuma hipótese de relacionamento com outras espécies do gênero.

Costa (2010), em monografia de conclusão de curso, a ser publicada, realizou uma revisão do gênero, incluindo todas as espécies já descritas e propôs duas espécies novas coletadas no Paraná: *Rhysophora* sp. n. 1 e *Rhysophora* sp. n. 2. Estas duas espécies compartilham semelhanças morfológicas com *R. laffooni*, no entanto este trabalho não propõe uma hipótese de relacionamento entre as espécies.

Aspectos gerais e biologia de *Rhysophora*

A maioria das espécies é associada com macrófitas aquáticas das famílias Pontederiaceae (*Pontederia*; *Eichhornia azurea*) e Araceae (*Pistia stratiotes*). Estas plantas são amplamente distribuídas pelas zonas tropical e temperada e têm rápida propagação em lagos e rios com pouca correnteza, podendo ser consideradas pragas em alguns casos. Também são utilizadas como plantas ornamentais, o que colabora para sua dispersão (Lorenzi, 2008). A Tabela I mostra a associação das espécies de *Rhysophora* com as respectivas espécies de plantas aquáticas (Mathis 1977, Rao & Mathis 1995, Marshall, 2012).

Apesar da ocorrência das plantas hospedeiras em várias partes do mundo, *Rhysophora* parece restrito ao Novo Mundo. As espécies têm ampla distribuição, mas espécies como *R. robusta* são restritas à Região Neártica, mesmo com suas plantas-hospedeiras ocorrendo também na Região Neotropical. Existem poucas informações disponíveis na literatura a respeito da história de vida e estágios imaturos das espécies do gênero.

Deonier (1998) discutiu alguns destes aspectos. Segundo ele, *Rhysophora laffooni* é uma espécie encontrada em associação específica com *Pistia stratiotes* e aparentemente restrita à região da Flórida, Estados Unidos da América. Os adultos e larvas são encontrados se alimentando de microorganismos e, talvez, de algumas células vegetais em folhas

danificadas ou em decomposição. As larvas não escavam galerias nas folhas e as pupas podem ser encontradas em cavidades de folhas danificadas ou mesmo em folhas sem danos e sadias.

Deonier (1998) cita que os adultos de *Rhysophora robusta* se alimentam de néctar e as larvas são encontradas em flores de *Pontederia cordata*. Os adultos se agregariam por ação de feromônios. Deonier sugere a ação de feromônios também para *R. laffooni*, ao observar agregação com grande número de indivíduos da espécie.

Costa (2010) realizou uma revisão de todas as espécies já descritas e coletou exemplares nas regiões de Curitiba e Matinhos, Estado do Paraná, Brasil. Este foi o primeiro registro do gênero para o Brasil. A partir destes exemplares foram descritas duas espécies novas para o gênero: *Rhysophora sp. n. 1* e *Rhysophora sp. n. 2*. Ambas foram encontradas em associação com *Pistia stratiotes* e apresentam grande similaridade morfológica com *R. laffooni*. Foram observadas também algumas similaridades entre a biologia de *Rhysophora sp. n. 2* e *R. laffooni*: agregação com grande número destes insetos sobre folhas saudáveis de *Pistia stratiotes*.

Rhysophora griseola Rao & Mathis provavelmente não é associada à macrófitas aquáticas. Dentre os exemplares examinados na descrição original (Rao & Mathis 1995), dois exemplares foram coletados por S. A. Marshall em margens rochosas de rios na Venezuela. Marshall (2012) apresenta uma fotografia de um exemplar da espécie em seu ambiente natural, na Costa Rica (Marshall 2012: Pg. 483, Fig 6).

A planta-hospedeira de *Rhysophora ardeoceras* Mathis não é conhecida; a série-tipo desta espécie (proveniente da Costa Rica) foi coletada sobre a vegetação em uma vala na estrada, sem menção à planta-hospedeira (Mathis, 1977).

Rhysophora liropus Mathis é conhecida apenas pela série-tipo proveniente da província de Buenos Aires, Argentina. A espécie seria associada à *Pontederia sp.* e a *Eichhornia azurea* (Mathis, 1977).

2. OBJETIVOS

Compreender a história evolutiva das espécies gênero *Rhysophora* e sua atual distribuição geográfica, contribuindo para o conhecimento da origem e diversificação do gênero, assim como para o conhecimento da família Ephyridae. São objetivos específicos:

- Realizar uma análise cladística de *Rhysophora* Cresson e testar a monofilia do gênero, propondo um relacionamento filogenético entre suas espécies.
- Realizar uma análise biogeográfica de traço das espécies do gênero *Rhysophora*, propondo uma hipótese biogeográfica para explicar o padrão atual de distribuição das espécies.
- Analisar os traços individuais à luz da hipótese filogenética.
- Examinar se os traços generalizados suportam a filogenia proposta para o gênero.
- Verificar se os mesmos componentes bióticos corroboram hipóteses prévias referentes à história da Região Neotropical, em especial aquela proposta por Morrone (2006).
- Buscar inferências sobre a diversificação das espécies do gênero.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Material examinado

Os exemplares estudados são provenientes das instituições listadas a seguir. Entre parênteses estão os nomes dos curadores. A lista dos exemplares examinados está no Apêndice 2.

- DZUP Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure; Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil (Dr. Claudio José Barros de Carvalho).
- INPA Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brasil (Dr. Augusto L. Henriques).
- MZUSP Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (Dr. Carlos José Einicker Lamas).
- NMNH National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC, Estados Unidos da América (Dr. Wayne N. Mathis).

Coletas

Foram realizadas coletas em locais de ocorrência das plantas hospedeiras com rede entomológica. Os exemplares secos foram alfinetados em montagem dupla.

A maioria do material depositado no DZUP é proveniente de coletas realizadas no período de dezembro de 2009 a junho 2010, em que o Dr. Wayne N. Mathis do “National Museum of Natural History”, Washington, D.C. esteve na Universidade Federal do Paraná realizando estágio de Pesquisador Visitante com bolsa do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq.

Táxons terminais

Foram incluídos 14 táxons terminais, cinco como grupo-externo e nove como grupo-interno. Os táxons terminais e suas respectivas distribuições geográficas estão listados nas Tabelas I e II.

Foram incluídas na análise todas as cinco espécies do gênero *Rhysophora* descritas na literatura, e incluídas quatro espécies novas. Duas foram apresentadas anteriormente em monografia (Costa, 2010): *Rhysophora* sp. n. 1 e *Rhysophora* sp. n. 2; duas identificadas durante coletas realizadas no decorrer deste trabalho e que serão oportunamente publicadas: *Rhysophora* sp. n. 3 e *Rhysophora* sp. n. 4. Para o grupo-externo foram utilizadas cinco espécies pertencentes à tribo Discomyzini: *Discomyza maculipennis* (Wiedemann), *Guttiopilopa (Nesopsilopa) stonei* (Mathis & Wirth), *Helaeomyia petrolei* (Coquillett), *Mimapsilopa mathisi* Lizarralde de Grosso e *Paratissa neotropica* Mathis. Como não há hipótese filogenética proposta para os gêneros da tribo Discomyzini na literatura, esta escolha foi orientada pela sugestão que consta em Rao & Mathis (1995) como possíveis grupos próximos de *Rhysophora*. A espécie *Paratissa neotropica* Mathis foi escolhida para o enraizamento seguindo a sugestão do Dr. Wayne Mathis, levando em conta as similaridades do gênero em relação aos demais terminais.

Estudo morfológico

O estudo da morfologia externa dos insetos adultos e os respectivos desenhos foram feitos com microscópio estereoscópico (Zeiss Stereo Discovery.V8; <http://www.zeiss.com>) e as terminálias com microscópio óptico (Motic BA 210; <http://www.motic.com>). As terminálias foram clarificadas em ácido láctico (Cumming 1992), armazenadas em pequenos tubos de plástico com glicerina purificada e armazenadas junto ao respectivo exemplar após o estudo taxonômico.

Os desenhos das terminálias foram feitos com auxílio do microscópio óptico. Foram tiradas fotos da terminália com a câmera digital Moticom 2300 3.0 megapixels acoplada ao microscópio óptico. As imagens foram capturadas com o software Motic Images Plus 2.0 ML. A partir destas imagens foram feitos desenhos esquemáticos da terminália dos machos. Os desenhos foram feitos no programa Adobe Illustrator CS5.

As fotografias foram obtidas com câmera digital Leica DFC-500 acoplada a microscópio estereoscópico (Leica MZ 16). As imagens foram capturadas com o software

IM50 (Image Manager; Leica Microsystems Imaging Solutions Ltd, Cambridge UK) e a manipulação das mesmas com Automontage (Syncroscopy, <http://www.syncroscopy.com/syncroscopy/automontageshort.asp>) do Taxonline – Rede Paranaense de Coleções Biológicas. (<http://www.taxonline.ufpr.br>).

Identificação e terminologia

A terminologia descritiva segue a utilizada em *Manual of Nearctic Diptera* (McAlpine, 1981) com as exceções propostas em Mathis (1986) e Mathis & Zatwarnicki (1990).

As espécies foram identificadas com base nas chaves de identificação e descrições originais e/ou redescrições (Cresson 1924, Mathis 1997, Rao & Mathis 1995, Deonier 1998, Costa, 2010) e comparadas com o material-tipo (Apêndice 2).

Delineamento dos caracteres e estados de caracteres

Foi realizado um levantamento prévio de caracteres já utilizados na literatura corrente para *Rhysophora* (Mathis 1977; Rao & Mathis 1995). Os caracteres foram tratados como hipóteses individuais de agrupamento – homologia táxica (Patterson 1982). O estabelecimento de homologias primárias (de Pinna 1991) seguiu o delineamento proposto por Browner & Schawaroch (1996), onde primariamente selecionam-se os caracteres e posteriormente atribuem-se estados aos mesmos.

A construção dos caracteres levou em consideração os seguintes critérios: correspondência topográfica, independência e hierarquia dos estados e caracteres (os quais devem ser comparáveis entre si) (Hawkins et al. 1997).

A descrição dos caracteres seguiu a proposta de Sereno (2007), onde os enunciados de caracteres são compostos pelo caráter que localiza ou descreve algo, e o enunciado que descreve suas manifestações.

A edição da matriz de dados foi realizada por meio do programa Winclada versão 1.00.08 (Nixon 1999-2002).

Análise de parcimônia

Nesse estudo foi utilizada a parcimônia de Fitch (1971), a qual não impõe restrições às transformações entre os estados de um caráter, sendo todos os caracteres considerados não ordenados (ou não-aditivos).

Os caracteres foram tratados sob o esquema de pesos iguais.

A busca pelo cladograma mais parcimonioso foi realizada por meio do programa TNT versão 1.1 (Goloboff et al., 2008). Neste programa foram utilizados os seguintes esquemas de busca por árvores: *implicit enumeration* (ou *branch and bound*) e busca heurística tradicional (*traditional search*).

A busca exaustiva foi realizada com o comando *implicit enumeration* utilizando os valores padrão.

A busca heurística tradicional foi realizada com os seguintes parâmetros: 1) 1.000 replicações, algoritmo Tree Bisection Reconnection (TBR), 100 árvores a serem salvas por replicação e máximo de 100.000 árvores na memória (Max. Trees). 2) 10.000 replicações, algoritmo Tree Bisection Reconnection (TBR), 10 árvores a serem salvas por replicação e máximo de 100.000 árvores na memória (Max. Trees).

O suporte de Bremer absoluto (Bremer 1994) foi calculado para a topologia obtida sob pesagem igual dos caracteres. Para tanto, utilizou-se o programa TNT versão 1.1 (Goloboff et al., 2008) em associação com a extensão *bremer.rum* (disponível em <http://tnt.insectmuseum.org/index.php/Scripts>), utilizando os valores padrão.

Construção dos mapas

Os dados de localização das espécies do gênero *Rhysophora* foram obtidos na literatura (Mathis 1977; Rao & Mathis 1995; Deonier 1998) e em etiquetas de espécimes nas coleções entomológicas anteriormente citadas. Eles foram organizados em planilhas constando o nome do gênero, da espécie, país, estado, localidade, latitude e longitude. A Tabela III lista todas as ocorrências utilizadas. Estes dados foram inseridos no programa ArcView Gis 3.2a (ESRI, 1999). O *shapefile* com o mapa foi adquirido no site Natural Earth

(<http://www.natureearthdata.com/>), que disponibiliza gratuitamente estes arquivos. Os mapas construídos foram utilizados para reconhecer quais regiões biogeográficas cada uma das espécies de *Rhysophora* ocupa. As áreas utilizadas neste estudo são as propostas por Morrone (2006), levando em consideração as modificações de Nihei & de Carvalho (2007), que combina as classificações de Amorin & Pires (1996) com a Amazônia dividida em duas porções, noroeste e sudeste e Morrone (2001), para o restante da América Latina e Caribe.

Área de estudo – Regiões Neártica e Neotropical

As espécies de *Rhysophora* estão distribuídas pelo Novo Mundo, ocorrendo tanto nas Regiões Neártica e Neotropical. A Região Neártica compreende as áreas temperadas e frias da América do Norte e o norte do México, com exceção do sul da Flórida. Faz parte do reino biogeográfico Holártico, e corresponde ao paleocontinente Laurásia. Na região norte do México está a Zona de Transição Mexicana, onde se sobrepõem elementos das regiões Neártica e Neotropical (Morrone, 2004).

A Região Neotropical corresponde aos trópicos do Novo Mundo; a maior parte da América do Sul, toda a América Central, sul do México, ilhas do Caribe e sul da península da Flórida. Esta região encontra-se dividida em quatro sub-regiões: Caribenha, Amazônica, Chaquenha e Paranaense (ver Morrone 2004, 2006 para descrição detalhada dessa região e suas respectivas sub-regiões). Faz parte do Reino biogeográfico Holotropical, que compreende a porção oriental do paleocontinente Gondwana.

Análise de traços

Foi realizada uma análise de traços (pan-biogeografia) (Morrone & Crisci 1995; Craw et al. 1999) para o estudo do padrão de distribuição das espécies do gênero *Rhysophora* no Novo Mundo. Esta análise consiste em inserir os dados de distribuição em um mapa e estas localidades são conectadas por uma linha, ligando os pontos com menor distância geográfica entre si. Os traços generalizados foram obtidos onde há congruência espacial entre traços individuais que se sobrepõe. Os traços obtidos foram comparados com as propostas anteriores para a evolução da região e a filogenia obtida na análise cladística.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Listagem dos caracteres e estados de caracteres

A Tabela IV apresenta a matriz de caracteres e seus respectivos estados. Foram levantados 41 caracteres para os 14 taxa terminais, relativos à morfologia externa dos adultos e à terminália dos machos.

Abaixo estão descritos os caracteres e seus respectivos estados empregados na análise cladística. Ao lado de cada estado foram indicadas as figuras que os ilustram.

Os caracteres estão listados de acordo com sua posição no corpo; caracteres aplicados a apenas um dos sexos serão indicados. Os caracteres com asterisco (*) são propostos pela primeira vez nos estudos filogenéticos de *Rhysophora*.

| |
|--------|
| CABEÇA |
|--------|

1. Flagelômero, forma do ápice:

(0) afilado (Figs 3, 8; Rao & Mathis 1995: Figs 20-21).

(1) arredondado (Figs 1, 4-6, 9-12).

(2) abruptamente arredondado (Fig 7; Rao & Mathis 1995: Figs 1-2, 7-8).

2. Flagelômero, comprimento relativo:

(0) cerca de duas vezes mais longo que o comprimento do escapo e pedicelo juntos (Figs 3, 8; Rao & Mathis 1995: Figs 20-21).

(1) pouco mais longo ou subigual ao comprimento do escapo e pedicelo juntos (Figs 1, 4-7, 9-12).

3. Ramos na arista pectinada, número:

(0) 3-4 ramos.

(1) 7-8 ramos.

(2) 9-10 ramos.

(3) 11-12 ramos.

- (4) 14-15 ramos.
- 4. * Pequenos ramos na base da arista:**
- (0) base da arista nua.
- (1) pequenos ramos na base da arista.
- 5. Fossas antenais e carena facial, desenvolvimento:**
- (0) face plana.
- (1) fossas desenvolvidas (Rao & Mathis 1995: Figs 1-2, 7-8).
- 6. Face, rugosidade:**
- (0) lisa.
- (1) rugosa, pelo menos na região ventral da face (Figs 2, 7).
- 7. Face, contorno da margem ventral, emarginação:**
- (0) quase plana ou “emarginação” muito rasa (Figs 2-4, 5-6, 8-12).
- (1) distintamente “emarginada” (Figs 1, 5, 7).
- 8. Cerdas faciais, comprimento:**
- (0) curtas, aproximadamente do mesmo comprimento.
- (1) longas, aproximadamente do mesmo comprimento.
- (2) longas, um par mais longo que as demais.
- 9. Sutura ptilinal, forma:**
- (0) achatada na porção medial com margens laterais curvas (Fig 3).
- (1) arqueada.
- 10. * Cerdas ocelares, posição:**
- (0) mesmo nível transversal que o ocelo anterior.
- (1) posterior ao nível transversal que o ocelo anterior.
- 11. Cerdas orbitais, número:**
- (0) quatro (Mathis 1993: Figs 28, 30).
- (1) três.

- 12. * Cerda orbital reclinada, posição:**
- (0) posterior à cerda orbital proclinada posterior.
 - (1) mesmo nível transversal da cerda orbital proclinada posterior.
 - (2) anterior à cerda orbital proclinada posterior.
- 13. Cerdas interfrontais:**
- (0) um par presente anterior ao ocelo anterior (Mathis 1993: Figs 28, 30).
 - (1) sem cerdas intrafrontais.
- 14. Cerda vertical externa, comprimento:**
- (0) subigual a cerda vertical interna (Figs 1-6; Rao & Mathis 1995: Figs 27-28).
 - (1) $\frac{1}{2}$ ou menor que a cerda vertical interna. (Figs 7-12; Rao & Mathis 1995: 1-2, 7-8, 20-21).
- 15. Cerda ocelar pseudo-posterior, orientação:**
- (0) lateroclinada.
 - (1) lateroproclinada.
 - (2) lateroreclinada.
- 16. Cerda ocelar pseudo-posterior, comprimento:**
- (0) longa (Figs 1, 4-5, 7-12; Rao & Mathis 1995: 1-2, 7-8, 20-21).
 - (1) curta (Figs 2-3, 6; Rao & Mathis 1995: Figs 27-28).
- 17. Cerdas nos olhos compostos:**
- (0) olhos aparentemente nus.
 - (1) olhos com cerdas.

| |
|-------|
| TÓRAX |
|-------|

- 18. Tarsômero basal posterior do macho, cerdas da região anteroventral, forma:**
- (0) cerdas indistintas das demais cerdas do tarsômero.
 - (1) cerdas curvadas, claras e distintas inseridas em um canal ao longo do tarsômero (Figs 28-31).

- 19. Tarsômero basal posterior do macho, diâmetro:**
(0) igual em diâmetro aos tarsos anterior e médio.
(1) suavemente dilatado (Fig 28).
- 20. Região anteroventral do fêmur médio, cerdas proeminentes em forma de espinho, número:**
(0) 3-6 cerdas proeminentes.
(1) uma cerda proeminente.
(2) zero cerdas proeminentes.
- 21. * Tíbia média, extremidade distal, cerdas proeminentes, número:**
(0) uma cerda
(1) duas cerdas
- 22. * Fêmur posterior, extremidade distal, cerda proeminente, número:**
(0) 1 cerda proeminente
(1) 0 cerdas proeminente
(2) 4-5 cerdas proeminente
- 23. Região dorsal da asa, cerdas na base da veia R₂₊₃:**
(0) base da veia nua.
(1) 3-4 cerdas presentes na base da veia.
- 24. * Margem anterior da asa, forma:**
(0) suavemente arqueada, asa com aparência oval (Fig 27).
(1) achatada, margens anterior e posterior paralelas (Figs 25-26).
- 25. Manchas nas asas:**
(0) manchas distintas, principalmente na região anterior da asa, padrão variável (Fig 25).
(1) hialinas ou suavemente escuras (Figs 26-27).
- 26. * Cerda supra-alar pós-sutural, comprimento:**

- (0) longo, comprimento igual ou maior que a cerda pós-alar.
- (1) curto, comprimento menor que a cerda pós-alar (geralmente cerca de metade do comprimento).
- (2) ausente ou indistinguível das pequenas cerdas ao redor.

27. * Tarsos, cor:

- (0) com a mesma coloração do resto das pernas.
- (1) pelo menos os tarsos médios e posteriores mais claros que o resto das pernas.

28. Cerda supra-alar pré-sutural:

- (0) presente.
- (1) ausente ou indistinguível das pequenas cerdas ao redor (Rao & Mathis 1995: Fig 29).

| |
|---------|
| ABDÔMEN |
|---------|

29. Esternito IV do macho, esclerotização:

- (0) completamente esclerotizado.
- (1) com uma área oval e membranosa no centro do esternito (Mathis 1977: Fig 27).

30. * Cercos, altura e posição:

- (0) altos, com altura pouco menor que a altura do epândrio (Figs 42-43, 52-53, 58-59, 63-64, 68-69, 72-73).
- (1) metade ou menos da altura do epândrio, inseridos na porção ventral (Figs 32-33, 37-38).
- (2) metade ou menos da altura do epândrio, inseridos na porção dorsal (Figs 46-47, 77-78).

31. Surstilo, desenvolvimento e forma:

- (0) bem desenvolvido, com forma de uma placa achatada, margem variável (Figs 32-33, 37-38).
- (1) muito reduzido, com forma de faixa horizontal, estreito (Figs 42-43, 43-47, 77-78).
- (2) bem desenvolvido, extremidade em forma de L (Figs 52-53).
- (3) bem desenvolvido, bifurcado na extremidade (Figs. 58-59, 63-64, 72-73).

(4) bem desenvolvido, em forma de clava (Figs 68-69).

32. Cláasper, estrutura e forma:

(0) um único processo alongado (Figs 40, 55).

(1) dois processos: um processo menor inserido lateralmente ao cláasper (Fig 35).

(2) dois processos: um posterior e bem-desenvolvido, outro anterior e menos desenvolvido (Fig 43).

(3) em forma de cálice, com uma projeção orientada ventralmente (Figs 61, 66, 71, 75).

(4) bem desenvolvido, em forma de placa achatada (Figs 46-47, 77-78).

33. Cláasper, projeção, comprimento:

(0) projeção longa, cerca de 2/3 o comprimento total do cláasper (Figs 61, 71, 75).

(1) projeção curta, cerca de 1/3 o comprimento total do cláasper (Fig 66).

(2) projeção indistinta.

34. Cláasper, cerdas, desenvolvimento e distribuição:

(0) cerdas curtas e dispersas presentes.

(1) cerdas longas e robustas ao longo da margem posterior (Figs 42-43).

(2) cerdas curtas em forma de espinho ao longo da margem posterior (Figs 46-47, 77-78).

35. Cláspes, simetria:

(0) simétricos.

(1) assimétricos (Fig 39).

36. Pré-gonito, forma e número de cerdas:

(0) curto e muito pequeno, geralmente com duas cerdas (Figs 34, 36, 39, 41).

(1) em forma de uma placa achatada mais longa que larga, com uma cerda (Figs 44-45, 49, 57, 80).

(2) com uma pequena bifurcação na extremidade proximal, duas cerdas, composto por dois segmentos (Figs 62, 67, 72, 76).

37. Edeago, estrutura e forma:

(0) similar a um cilindro curto, com um processo longo e estreito inserido postero-ventralmente; forma variável (Figs 34, 36, 39, 41).

(1) similar a um cilindro curto, com um processo curto e estreito inserido postero-ventralmente; forma variável (Figs 54, 57, 61, 62, 65, 67, 70, 72, 74, 76)

(2) similar a um cilindro curto, com um processo longo e largo inserido antero-ventralmente; (Figs 44-45).

(3) similar a um cilindro, dividido em dois lobos laterais; (Figs 50-51, 79-80).

38. * Edeago, estrutura interna:

(0) sem estruturas internas aparentes.

(1) com uma estrutura em forma de Y invertido no interior (Figs 60, 62).

39. * Hipândrio, comprimento relativo à largura:

(0) mais longo que largo (Figs 34,36, 39, 41).

(1) tão longo quanto largo (Figs 44, 45, 48, 56-57, 60, 62, 65, 67, 70, 72, 74, 76, 79-80).

40. * Placa subepandrial:

(0) presente, cercando o apódema edeagal (Figs 34, 36, 39, 41).

(1) ausente.

41. * Hipândrio, processo nas margens laterais:

(0) hipândrio com margens laterais planas, sem processos.

(1) margens laterais do hipândrio com um par de processos orientados posteriormente (Figs 60, 62, 65, 67, 70, 72, 74, 76).

Análise de parcimônia

O esquema de busca exaustiva e busca tradicional, sob os diferentes parâmetros aplicados, apresentou uma única árvore mais parcimoniosa, com 79 passos, índice de consistência (CI) 79 e índice de retenção (RI) 85. A figura 81 mostra a topologia obtida com as homologias, homoplasias e os valores do suporte de Bremer absoluto.

Na análise de Rao & Mathis (1995) foram utilizados os gêneros *Helaeomyia* Cresson e *Guttipsilopa* Wirth como grupos-externos e *Guttipsilopa* foi proposto como grupo-irmão de *Rhysophora*, com suporte na ausência de cerdas na base da veia R_{2+3} , face dorsal da asa [Caráter 21(0)]. Neste trabalho, *Guttipsilopa* (*N.*) *stonei* não aparece como grupo-irmão de *Rhysophora*, mas sim *Helaeomyia petrolei*. A perda de cerdas na base da veia R_{2+3} aparece como um caráter homoplásico, sugerindo que esta perda ocorreu mais de uma vez na tribo *Discomyzini*.

Os terminais neste estudo seguem a seguinte topologia: *Discomyza maculipennis* e *Mimapsilopa mathisi* formam um grupo monofilético formado por duas homoplasias e uma sinapormofia, cerda supra-alar pós-sutural ausente ou indistinguível [Caráter 26 (2)]; *Paratissa neotropica* e *Guttipsilopa* (*N.*) *stonei* estão em politomia com o clado (*Discomyza maculipennis* + *Mimapsilopa mathisi*) e um clado sustentado por seis sinapormofias, composto por *Helaeomyia petrolei* e *Rhysophora*. Assim, segundo nossa análise, *Helaeomyia petrolei* é o grupo-irmão de *Rhysophora*.

Gênero *Rhysophora* Cresson

A topologia obtida demonstra que *Rhysophora* é um grupo monofilético, sustentado por quatro sinapormofias e uma homoplasia. Duas destas sinapormofias, comprimento e desenvolvimento da cerda supra-alar pós-sutural [Caráter 26 (0)] e ausência da placa subepandrial [Caráter 40 (1)] são caracteres utilizados pela primeira vez para os estudos filogenéticos em *Rhysophora*. As outras duas sinapormofias são: fila de cerdas curvadas, claras e distintas inseridas em um canal ao longo do tarsômero [Caráter 18 (1)] e tarsômero basal posterior do macho suavemente dilatado [Caráter 19 (1)], caracteres já utilizados em Mathis (1977) e Rao & Mathis (1995). A presença da placa subepandrial é um dos caracteres diagnósticos para Discomyzinae (Zatwarnicki 1992), e sua redução provavelmente aconteceu independentemente em vários gêneros de diferentes subfamílias. *R. griseola* apresenta-se como grupo-irmão de um clado suportado por duas sinapormofias: comprimento da cerda vertical externa [Caráter 14 (1)] e orientação da cerda ocelar pseudoposterior [Caráter 15 (2)]. O clado-irmão de *R. griseola* reúne todas as espécies associadas às macrófitas aquáticas.

O grupo *robusta* (*R. robusta* + *R. liopus*) proposto em Mathis (1977) e Rao & Mathis (1995) foi corroborado como grupo monofilético e à *R. ardeoceras* uniu-se *Rhysophora* sp. n. 4, formando o aqui denominado grupo *ardeoceras* (*R. ardeoceras* + *Rhysophora* sp. n. 4). O grupo *robusta* é suportado por cinco sinapormofias e duas homoplasias; no geral suas espécies são distintas das demais espécies do gênero. O grupo *ardeoceras* é suportado por três sinapormofias e duas homoplasias.

Um terceiro grupo monofilético foi obtido através da análise, formado por *Rhysophora laffooni*, *Rhysophora* sp. n. 1, *Rhysophora* sp. n. 2 e *Rhysophora* sp. n. 3. Este clado será aqui denominado grupo *laffooni*. Todas as espécies do grupo *laffooni* são associadas à *Pistia stratiotes*. Este grupo é suportado por cinco sinapormofias: duas cerdas proeminentes na extremidade distal na tibia média [Caráter 21 (1)] surstilo desenvolvido e bifurcado na extremidade [Caráter 31 (3)], projeção do clássper longa [Caráter 33 (0)] forma e cerdas do pré-gonito [Caráter 36 (2)] e margens laterais do hipândrio com uma projeção orientada posteriormente [Caráter 41 (1)]. Nenhum suporte foi encontrado para os relacionamentos entre as espécies deste grupo. No entanto, cada uma destas populações possui autapormofias [Caráter 31 (4), Caráter 33 (1), Caráter 38 (1)] e distribuição geográfica (ver Tabela 1) que justificam separá-las em espécies diferentes.

O grupo *robusta* apresenta-se como grupo-irmão do clado (grupo *ardeoceras* + grupo *lafoonii*). No relacionamento apresentado em Rao & Mathis (1995), *R. ardeoceras* e *R. griseola* aparecem em politomia com o clado *robusta*. No entanto, os autores advogam que *R. ardeoceras* provavelmente seria grupo-irmão do grupo *robusta*, baseado na estrutura da terminália do macho. Apesar de algumas similaridades, como a forma do surstilo muito reduzida [Caráter 31 (1)], seus cláspes são distintos [Caráter 32 (2 e 4)], assim como a altura dos cercos [Caráter 30 (0 e 2)]. Nesta análise o grupo *ardeoceras* é o grupo-irmão do grupo *lafoonii* e a monofilia de (grupo *ardeoceras* + grupo *lafoonii*) é suportada por uma sinapormorfia, uma cerda proeminente na extremidade distal do fêmur posterior [Caráter 22 (0)] e uma homoplasia, margem anterior da asa suavemente arqueada [Caráter 24 (0)].

Posição de *Rhysophora* em Discomyzini

Rao & Mathis (1995) propuseram o gênero *Guttipsilopa* como grupo-irmão de *Rhysophora*, baseado na ausência de cerdas na base da veia R_{2+3} [Caráter 23 (0)], que é considerada uma perda secundária em Discomyzini (Zatwarnicki 1992), mas que teria ocorrido uma única vez. A análise deste trabalho mostra que este é um caráter homoplásico e houve perda das cerdas independentemente em *Rhysophora* e *Guttipsilopa*. Seis estados compartilhados com *Discomyza maculipennis*, *Mimapsilopa mathisi* e *Paratissa neotropica* sugerem que *Guttipsilopa* é mais próximo dos demais gêneros do que de *Rhysophora*.

A topologia obtida não resolve satisfatoriamente os relacionamentos dos demais terminais, estando *Paratissa neotropica*, *Guttipsilopa (N.) stonei*, (*Discomyza* + *Mimapsilopa*) e (*Helaeomyia petrolei* + *Rhysophora*) em politomia. Diversas homoplasias dos terminais usados como grupos-externos são baseadas na morfologia externa. Várias destas espécies têm hábitos de vida especializados e vivem em habitats específicos, o que têm influência em sua morfologia externa.

Paratissa neotropica foi utilizado para o enraizamento desta análise. Este terminal compartilha seis estados de caráter [Caráter 4 (0), Caráter 10 (0), Caráter 30 (1), Caráter 36 (0), Caráter 37 (0), Caráter 39 (0)] com *Discomyza maculipennis*, *Guttipsilopa (N.) stonei* e *Mimapsilopa mathisi*, sugerindo uma relação mais próxima entre estes quatro gêneros. Uma

futura análise da filogenia da tribo Discomyzini poderá obter um resultado mais confiável do relacionamento entre estes gêneros.

Padrão de distribuição das espécies de *Rhysophora*

Quanto à sua distribuição, as espécies de *Rhysophora* ocorrem principalmente na Região Neotropical, com exceção de *R. robusta*, cuja distribuição se estende da península da Flórida até o sul do Canadá. *R. laffooni* parece restrita à península da Flórida, uma região cuja região sul é considerada pertencente à Região Neotropical (Morrone 2004, 2006). A análise dos traços individuais (Fig. 82) mostra uma grande disjunção entre espécies proximamente relacionadas. As espécies do clado *robusta* estão muito separadas uma da outra: enquanto *R. robusta* ocorre predominantemente na Região Neártica, *R. liropus* ocorre na região de Buenos Aires, Argentina. Esta região corresponde à sub-região Chaquenha, província do Pampa. Os registros desta espécie são estritos à localidade-tipo e provavelmente sua distribuição é maior. No entanto, a distribuição das espécies do grupo parece limitada a áreas de clima temperado e até o momento não se conhece registros destas espécies para o norte da América do Sul e América Central.

Os traços individuais (Fig. 82) das espécies do clado *ardeoceras* e de *Rhysophora* **sp. n. 3** ocorrem na sub-região Amazônica, província da Guiana Úmida. Estas espécies pertencem à clados-irmãos, segundo a análise cladística, sugerindo que esta sub-região teve importância na diversificação do clado. As espécies do clado *laffooni* ocorrem na península da Flórida (*R. laffooni*), sub-região Amazônica, província da Guiana Úmida (*Rhysophora* **sp. n. 3**) e sub-região Paranaense, província da Floresta Atlântica Brasileira (*Rhysophora* **sp. n. 2**). *Rhysophora* **sp. n. 1** é uma exceção, ocorre nas sub-regiões Paranaense e Amazônica. O registro de *Rhysophora* **sp. n. 1** para o Amazonas é proveniente da margem do Rio Solimões, próximo ao encontro ao Rio Negro. Esta região está nos limites entre os componentes Noroeste e Sudeste propostos por Amorim & Pires (1996).

Segundo a análise cladística, *R. griesola* é o grupo-irmão de todos os demais membros do gênero. Seu traço individual compreende principalmente a sub-região Caribenha, apesar de uma ocorrência na Bolívia, na sub-região Amazônica. A sub-região Caribenha é considerada a mais antiga sub-região Neotropical (Amorim & Pires 1996, Morrone 2006) e têm uma história geobiótica complexa, refletida nas múltiplas relações com outras áreas do

Neártico, Neotropical, e os trópicos do Velho Mundo (Morrone 2001, 2006). Morrone (2006) cita diversos estudos que propõem a subregião Caribenha como a área-irmã das demais áreas da Região Neotropical. Nihei & de Carvalho (2007) propõe como grupo-irmão da sub-região Caribenha o sudoeste da Amazônia. Ainda, Eckenwalder & Barrett (1986) propõem a América do Sul, em especial a região norte, como o local de origem da família Pontederiaceae. Assim, pode-se deduzir que as sub-regiões Caribenha e Amazônica possivelmente tiveram importância destacada no processo de diversificação do gênero *Rhizophora*.

A análise cladística também resultou em um clado composto por todas as espécies que ocorrem em plantas aquáticas. Tomando por base a hipótese de origem de Pontederiaceae na América do Sul (Eckenwalder & Barrett 1986) e que a diversificação das espécies de *Rhizophora* se deu na sub-região Amazônica, provavelmente a evolução da associação inseto-planta tenha ocorrido nesta região. Eckenwalder & Barrett (1986), ainda, propõe que as espécies de Pontederiaceae que ocorrem na América do Norte são mais apomórficas (ou derivadas) que as espécies da América do Sul, e teriam chegado à América do Norte em algum momento durante o contato intercontinental entre as Américas, a partir do Mioceno. Morrone (2006) aponta que durante o pré-Quartenário, a biota Sul-Americana se expandiu em direção à América Central e México. Assim, as espécies de *Rhizophora* teriam chegado à América Central, México e América do Norte acompanhando esta expansão da biota.

Os representantes do clado *laffooni* estão principalmente na Região Neotropical. *R. laffooni* ocorre na península da Flórida, cuja região sul é considerada por Morrone (2004, 2006) como pertencente à Região Neotropical. A planta hospedeira das espécies deste clado, *Pistia stratiotes*, parece estar distribuída nas Américas há muito tempo. Dray et al. (1993) sugeriram a origem da espécie na América do Sul, mas Stoddard (1989), baseado em registros fósseis de pólen apontam que esta espécie já estaria distribuída na América do Norte desde o Eoceno. Assim, o ancestral do clado *laffooni* poderia estar distribuído por toda a Região Neotropical no passado. Os processos envolvidos na formação das atuais áreas de endemismo da Região Neotropical, como variações climáticas no Pleistoceno (Morrone, 2006) podem ter um papel importante na diversificação do clado *laffooni*, bem como das demais espécies do gênero, resultando na distribuição disjunta das espécies que ocorrem na América do Sul. Como a análise cladística resultou em uma politomia entre as espécies deste clado, não é

possível verificar se o relacionamento entre estas espécies é congruente com as hipóteses de relacionamento entre as sub-regiões da América do Sul.

Os traços generalizados de *Rhysophora* mostram congruência entre as sub-regiões biogeográficas propostas por Morrone (2001, 2004, 2006) para a região, no entanto pouca congruência com a filogenia obtida. O traço 1 (Fig. 83) é formado por *R. laffooni* + *R. robusta*, duas espécies que pertencem a clados diferentes. Este traço está localizado na península da Flórida, uma área cuja região sul é considerada pertencente à Região Neotropical e o norte à Região Neártica (Morrone 2004, 2006). Assim é de se esperar uma sobreposição entre os componentes destas duas áreas. O traço 2, formado por *R. ardeoceras* + *R. griseola*, está localizado na sub-região Caribenha, uma área que teria recebido componentes da biota neotropical Sul-americana. O traço 3 é o mais interessante, pois aqui se sobrepõe duas espécies, *R. sp. n. 3* + *R. sp. n. 4*, que pertencem a clados irmãos, o clado *ardeoceras* e o clado *laffooni*. O traço individual de *R. ardeoceras* também passa pela província da Guiana Úmida. Isto sugere que esta região teve importância na diversificação do grupo. O traço 4 está restrito à sub-região Paranaense, província da Floresta Atlântica Brasileira. Os eventos que resultaram nas áreas de endemismo da Região Neotropical, em especial os que se deram no fim do período Terciário e durante o período Quaternário (Morrone, 2006) provavelmente tiveram influência na distribuição atual das espécies de *Rhysophora*, resultando na distribuição disjunta das espécies.

Wiegmann et al. (2011) propõem a radiação de Schizophora a cerca de 65 milhões de anos atrás. O escasso registro fóssil existente para a família Ephydriidae é composto basicamente por representantes de gêneros atuais que datam do Terciário, principalmente do Eoceno/Oligoceno (Evenhuis 1994). Assim, é possível propor a origem de *Rhysophora* em algum momento do Terciário.

5. CONCLUSÕES

As espécies do gênero *Rhysophora* formam um grupo monofilético bem estabelecido, corroborando as hipóteses anteriores. As duas linhagens sugeridas nas hipóteses anteriores, grupo *robusta* e grupo *ardeoceras* também formam grupos monofiléticos. A topologia obtida reuniu as espécies associadas à macrófitas aquáticas em um único clado, o que sugere que o ancestral comum destas espécies desenvolveu esta adaptação uma única vez. Um grupo de espécies associadas à *Pistia stratiotes*, o grupo *laffooni*, também é um grupo monofilético. Assim, sua associação à *Pistia stratiotes* seria uma adaptação posterior, e não uma convergência a partir de um ancestral sem este tipo de associação inseto-planta. A análise não obteve uma hipótese de relacionamento entre as espécies do grupo *laffooni*. Um caráter não descrito anteriormente para o gênero é a ausência da placa subepandrial: as espécies utilizadas como grupo-externo bem como os demais membros da tribo Discomyzini possuem esta estrutura bem desenvolvida e nas espécies de *Rhysophora* ela parece estar completamente ausente.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estudo realizado é, até o momento, a análise mais ampla realizada para o gênero *Rhysophora*, incluindo quatro espécies novas, acrescentando novos dados de distribuição das espécies e dados das plantas hospedeiras. Também foram discutidos aspectos da origem e distribuição das plantas hospedeiras do gênero, esclarecendo aspectos de sua origem e distribuição.

A respeito da relação de *Rhysophora* com os demais membros da tribo Discomyzini, nossa análise não corrobora a proposta anterior do gênero *Guttipsilopa* como grupo-irmão de *Rhysophora*, mas sim *Helaeomyia petrolei*. *Discomyza maculipennis*, *Guttipsilopa* (N.) *stonei*, *Mimapsilopa mathisi* e *Paratissa neotropica* compartilham os caracteres de (*Helaeomyia* + *Rhysophora*) com estados diferentes, sugerindo que estes gêneros são mais próximos entre si. As relações de *Rhysophora* com outros gêneros da tribo podem ser mais basais, sugerindo uma diversificação mais antiga nestes grupos.

A análise de traço individual, em conjunto com a análise filogenética obtida, e reunindo informações sobre biogeografia das plantas aquáticas hospedeiras, sugere que o gênero teria se diversificado inicialmente na subregião Amazônica, possivelmente em algum momento no período Terciário. Com a expansão da biota da Região Neotropical em direção à América Central, ancestrais das espécies que ocorrem na sub-região Caribenha e Região Neártica alcançaram estas regiões.

Os traços generalizados corroboraram as sub-regiões e províncias propostas por Morrone (2004, 2006), mas com pouco suporte da análise cladística. Os ancestrais das espécies atuais de *Rhizophora* possivelmente já eram amplamente distribuídos na Região Neotropical no período Quaternário, e os processos climáticos e geológicos que ocorreram durante o Terciário e Quaternário envolvidos na formação das áreas de endemismo da América do Sul provavelmente influenciaram a diversificação do grupo. No entanto é difícil propor quais destes eventos foram decisivos, devido a um conhecimento ainda restrito da distribuição das espécies na América do Sul, bem como da origem e diversificação das plantas aquáticas na Região Neotropical.

Este trabalho enfocou exclusivamente a metodologia pan-biogeográfica dentro da biogeografia histórica, mas seus resultados foram discutidos à luz da hipótese filogenética proposta. Nihei e Carvalho (2007) enfatizam a importância desta reconciliação já que traços generalizados são historicamente mais importantes quando constituídos pela distribuição de espécies proximamente relacionadas, que por sua vez, sabidamente compartilham uma história comum na Terra.

Embora o método pan-biogeográfico seja um método de biogeografia vicariante, não podemos ignorar que eventos de dispersão também contribuíram para a atual distribuição das espécies do gênero, principalmente pelo fato de que as espécies de plantas hospedeiras sofrem dispersão constantemente. As Américas são áreas complexas em que diversos processos contribuíram para sua formação.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, D. D. S. & PIRES, M. R. S. 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation. *Biodiversity in Brazil, a first approach*. São Paulo, CNPq, 183-219.
- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10(3): 295-304.
- BROWER, A. V. & SCHAWAROCH, V. 2005. Three steps of homology assessment. *Cladistics* 12(3), 265-272.
- COSTA, D. N. R. 2010. Revisão taxonômica das espécies do gênero *Rhysophora* Cresson (Diptera, Ephydriidae). Monografia. Universidade Federal do Paraná, Paraná, Brasil. Disponível em: <http://hdl.handle.net/1884/30497>
- CRAW, R.C.; J.R. GREHAN & M.J. HEADS. 1999. Panbiogeography: tracking the history of life. Oxford University Press, New York.
- CRESSON, E. T. Jr. 1924. Descriptions of new genera and species of the dipterous family Ephydriidae. Paper VI. *Entomological News* 35(5): 159-164.
- CRESSON, E. T. Jr. 1942. Synopses of North American Ephydriidae (Diptera). I. The Subfamily Psilopinae, with descriptions of new species. *Transactions of the American Entomological Society* 68: 101-128.
- CRESSON, E. T. Jr. 1946. A systematic annotated arrangement of the genera and species of the Neotropical Ephydriidae (Diptera). I. The subfamily Psilopinae. *Transactions of the American Entomological Society* 71: 129-163.
- CUMMING, J. M. 1992. Lactic acid as an agent for macerating Diptera specimens. *Fly Times*, 8(7).
- DEONIER, D. L. 1998. *Rhysophora laffooni*, new species (Diptera: Ephydriidae), a saprophage on water lettuce (*Pistia stratiotes* L.) in Florida. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 100: 775 - 791.
- DRAY, F. A. CENTER, T. D. & HABECK, D. H. 1993. Phytophagous insects associated with *Pistia stratiotes* in Florida. *Environmental Entomology* 22: 1146–1154.
- ECKENWALDER, J. E. & BARRETT, S. C. H. 1986. Phylogenetic systematics of Pontederiaceae. *Systematic Botany* 11(3): 373–391.
- ESRI, 1999. ArcView®GIS 3.2a. *Environmental Systems Research Institute, Inc.* New York.
- EVENHUIS, N.L. 1994. *Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera)*. Disponível em: <http://hbs.bishopmuseum.org/fossilcat/> (accessed 20 March 2013).
- FITCH, W.N. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology* 20: 406–416.

- FOOTE, B. A. 1995. Biology of shore flies. *Annual Review of Entomology* 40: 417-442.
- GOLOBOFF, P. A. FARRIS, J. S. & NIXON, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24(5): 774-786.
- GRIMALDI, D. A. 1990. A phylogenetic, revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 197: 1-139.
- GRIMALDI, D., & ENGEL, M. S. 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University Press. New York, 755 pp.
- HAWKINS, J.A. HUGHES, C.E. & SCOTLAND, R. W. (1997). Primary homology assessment, characters and character states. *Cladistics* 13: 275–283.
- HENNIG, W. 1958. Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. *Beiträge zur Entomologie* 8(5/6): 505-688.
- HENNIG, W. 1971. Neue Untersuchungen über die Familien der Diptera Schizophora (Diptera: Cyclorrhapha). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 226: 1-76.
- LOEW, H. 1862. Monographs of the Diptera of North America. Part 1. *Smithsonian Institution, Smithsonian Miscellaneous Collections* 6(141): 1-221.
- LORENZI, H. 2008. Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas. 4ª Edição. Nova Odessa, São Paulo. Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- MARSHALL, S. L., 2012. Flies – The natural history and diversity of Diptera. Firefly Books. New York. 616 pp.
- MATHIS, W. N. 1977. A revision of the genus *Rhysophora* Cresson with a key to related genera (Diptera: Ephydriidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 90(4): 921-945.
- MATHIS, W. N. 1986. Studies of Psilopinae (Diptera: Ephydriidae), I: A revision of the shore fly genus *Placopsidella* Kertész. *Smithsonian Contributions to Zoology* 430.
- MATHIS, W. N. 1993. A revision of the shore-fly genera *Hostis* Cresson and *Paratissa* Coquillett (Diptera: Ephydriidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 95(1): 21-47.
- MATHIS, W. N. & WIRTH, W. W. 1977. A new genus of Psilopine flies (Diptera: Ephydriidae) with notes on its relationships. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 79(1): 63-74.
- MATHIS, W. N.; & ZATWARNICKI, T. 1990. Taxonomic notes on Ephydriidae (Diptera). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103(4): 891-906.
- MATHIS, W. N.; & ZATWARNICKI, T. 1995. A world catalog of the shore flies (Diptera: Ephydriidae). *Memoirs on Entomology, International* 4.

- MATHIS, W. N., & T. ZATWARNICKI. 2005. Revision of New World species of shore-fly genus *Discomyza* Meigen (Diptera: Ephydriidae). *Annals of the Entomological Society of America* 98(4): 431-443.
- MCALPINE, J. F. 1981. Morphology and terminology - adults, pp. 9-63. In McAlpine, J. F., et al., (eds.). *Manual of Nearctic Diptera vol. 1*. Monograph 27. Ottawa, Research Branch Agriculture Canada.
- MORRONE, J.J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M & T – Manuales & Tesis SEA. Vol. 3, 148p. Zaragoza.
- MORRONE, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48 (2): 149-162.
- MORRONE, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on Panbiogeographic and Cladistic analysis of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494
- MORRONE, J.J. & J.V. CRISCI. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- NIHEI, S. S. & DE CARVALHO, C. J. B. 2007. Systematics and biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical area relationships and Amazonia as a composite area. *Systematic Entomology* 32(3): 477-501.
- NIXON, K.C. (1999-2002) *Winclada, versão 1.00.00*. Publicado pelo autor. Ithaca, New York.
- PATTERSON, C. 1982. Morphological characters and homology. In: JOYSEY, K. A. & FRIDAY, A. E. (eds.). *Problems in phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London, pp. 21-74.
- PINNA, M. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7(4), 367-394.
- RAO, N. & MATHIS, W. N. 1995. A revision of the genus *Rhysophora* Cresson (Diptera: Ephydriidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 97(3): 666-688.
- SERENO, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23(6): 565-587.
- STODDARD, A. A. 1989. The phylogeography and paleofloristics of *Pistia stratiotes* L. *Aquatics* 11(3): 21-4.
- STURTEVANT, A. H. & WHEELER, M. R. 1954. Synopses of Nearctic Ephydriidae (Diptera). *Transactions of the American Entomological Society* 79: 151-257.

THORPE, W. H. 1930. The biology of the petroleum fly (*Psilopa petrolii*, Coq.). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 78(2): 331-344.

WIEGMANN, B. M.; TRAUTWEIN, M. D.; WINKLER, I. S.; BARR, N. B.; KIM, J. W.; LAMBKIN, C.; BERTONE, M. A.; CASSEL, B. K.; BAYLESS, K. M.; HEIMBERG, A. M.; WHEELER, B. M.; PETERSON, K. J.; PAPE, T.; SINCLAIR, B. J.; SKEVINGTON, J. H.; BLAGODEROV, V.; CARAVAS, J.; KUTTY, S. N.; SCHMIDT-OTT, U.; KAMPMEIER, G. E.; THOMPSON, F. C.; GRIMALDI, D. A.; BECLENBACK, A.T.; COURTNEY, G. W.; FRIEDRICH, M.; YEATES, D. K. 2011. Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(14): 5690-5695.

WIRTH, W. W. 1965. Family Ephydriidae, pp.734-759. *In* STONE, A., SABROSKY, C. W., WIRTH, W. W., FOOTE, R. H., & COULSON, J. R. (eds.). A catalog of the Diptera of America north of Mexico. Handbook, 276.. U.S. Department of Agriculture. Washington, D.C.

WIRTH, W. W. 1968. 77. Family Ephydriidae, pp. 1-43. *In* PAPAVERO, N. (ed.). A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States. Departamento de Zoologia, Secretaria de Agricultura, São Paulo.

WIRTH, W. W. & A. STONE. 1956. Chapter 14. Aquatic Diptera, pp. 372-482. *In* USINGER, R. L. (ed.). Aquatic insects of California, with keys to North American genera and California species. University of California, Berkeley.

YEATES, D. K., WIEGMANN, B. M., COURTNEY, G. W., MEIER, R., LAMBKIN, C., & PAPE, T. 2007. Phylogeny and systematics of Diptera: two decades of progress and prospects. *Zootaxa* 1668: 565-590.

ZATWARNICKI, T. 1992. A new classification of Ephydriidae based on phylogenetic reconstruction (Diptera: Cyclorhapha). *Genus* 3(2): 65-119.

APÊNDICE 1: TABELAS

Tabela I. Listagem das espécies do gênero *Rhysophora* usados na análise cladística, com indicação da respectiva planta-hospedeira e distribuição geográfica.

| Ephydridae | | Macrofita aquática | | Distribuição Geográfica | |
|------------------------------|--|----------------------------------|-----------------------|---|--|
| Espécie | Gênero | Espécie | Região Biogeográfica | País (Estado) | |
| <i>Rhysophora ardeoceras</i> | | Desconhecida | Neotropical | Colômbia, Costa Rica, El Salvador, México, Suriname | |
| <i>Rhysophora griseola</i> | | Não é associado com plantas | Neotropical | Bolívia, Costa Rica, Equador, Venezuela | |
| <i>Rhysophora laffooni</i> | <i>Pistia</i> | <i>P. stratiotes</i> | Neártica, Neotropical | Estados Unidos da América (Flórida) | |
| <i>Rhysophora liropus</i> | <i>Pontederia</i> ; <i>Eichhornia</i> | <i>P. sp.</i> ; <i>E. azurea</i> | Neotropical | Argentina (Buenos Aires) | |
| <i>Rhysophora robusta</i> | <i>Pontederia</i> | <i>P. cordata</i> | Neártica | Canadá, Estados Unidos da América | |
| <i>Rhysophora sp. n. 1</i> | <i>Pistia</i> | <i>P. stratiotes</i> | Neotropical | Brasil (Paraná, Amazonas) | |
| <i>Rhysophora sp. n. 2</i> | <i>Pistia</i> | <i>P. stratiotes</i> | Neotropical | Brasil (Paraná) | |
| <i>Rhysophora sp. n. 3</i> | <i>Pistia</i> | <i>P. stratiotes</i> | Neotropical | Guiana | |
| <i>Rhysophora sp. n. 4</i> | <i>Pontederia</i> | <i>P. parviflora</i> | Neotropical | Guiana, Brasil (Mato Grosso) | |

Tabela II. Listagem dos gêneros e espécies usados como grupos-externos na análise cladística, com indicação da respectiva distribuição geográfica.

| Ephydridae | Distribuição Geográfica |
|--|---|
| Espécie | Região Biogeográfica |
| <i>Discomyza maculipennis</i> | Australásia, Neártica, Neotropical, Paleártica, Oriental. |
| <i>Guttipsilopa (Nesopsilopa) stonei</i> | Neotropical |
| <i>Helaeomyia petrolei</i> | Neártica, Neotropical |
| <i>Mimapsilopa mathisi</i> | Neotropical |
| <i>Paratissa neotropica</i> | Neotropical |

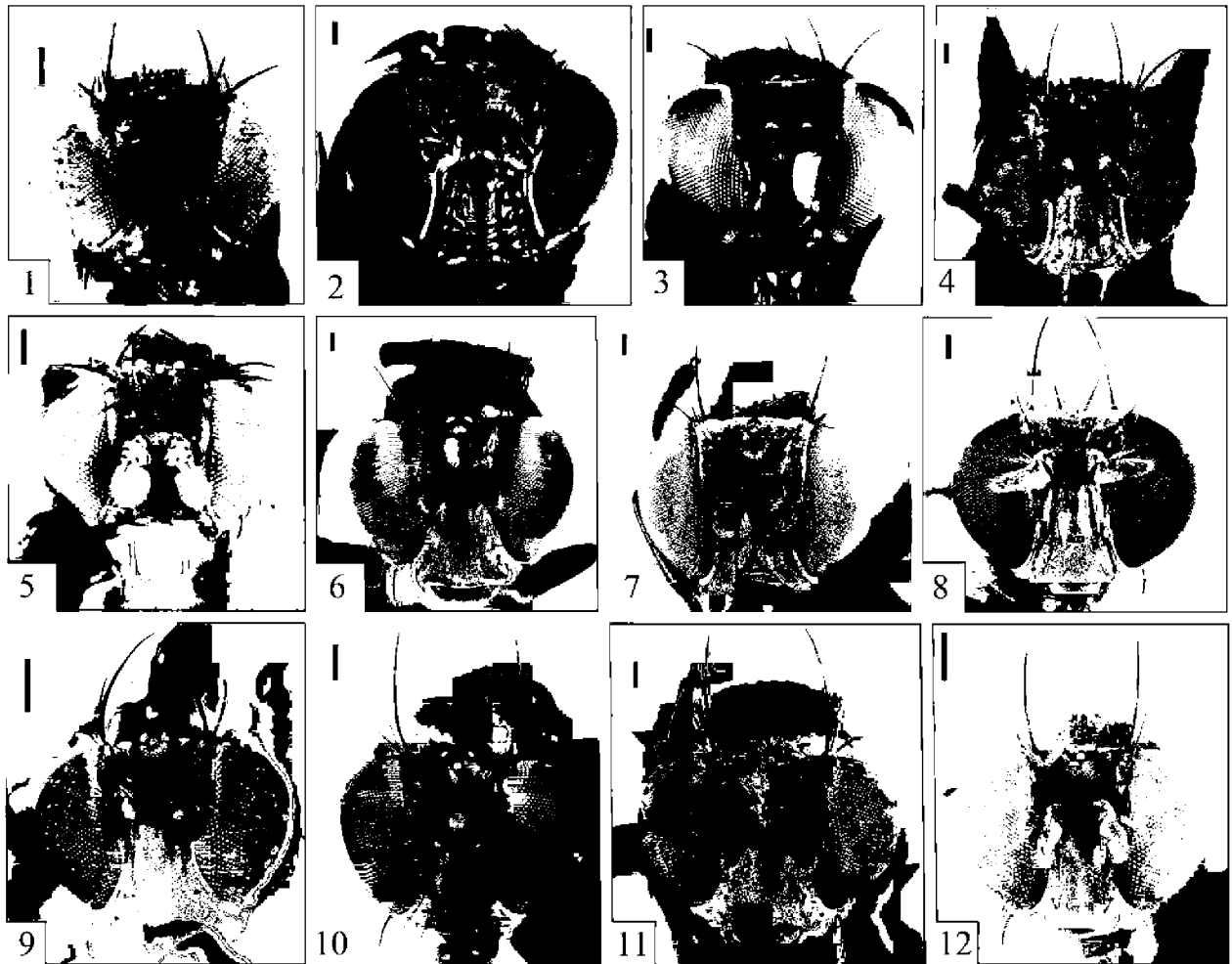
Tabela III. Registros de ocorrência das espécies de *Rhysophora* compiladas da literatura e obtidas através de coletas.

| Espécie | País | Estado | Localidade | Latitude | Longitude |
|------------------------------|-------------|----------------------|--------------------------------|-----------------|------------------|
| <i>Rhysophora ardeoceras</i> | Colômbia | Valle del Calca | Buenaventura | 3.883333 | -72.033333 |
| <i>Rhysophora ardeoceras</i> | Costa Rica | Guanacaste | Tilarán | 10.485000 | -84.925000 |
| <i>Rhysophora ardeoceras</i> | El Salvador | La Libertad | Santa Tecla | 13.676900 | -89.279700 |
| <i>Rhysophora ardeoceras</i> | México | Chiapas | Tapachula | 14.900 | -92.283300 |
| <i>Rhysophora ardeoceras</i> | México | Nayarit | Tepic | 21.5000 | -104.9000 |
| <i>Rhysophora ardeoceras</i> | México | Jalisco | Barranquillas | 20.733300 | -102.1167 |
| <i>Rhysophora ardeoceras</i> | Suriname | Paramaribo | Paramaribo | 5.866667 | -55.166667 |
| <i>Rhysophora griseola</i> | Costa Rica | Guanacaste | Colorado | 10.184698 | -85.110396 |
| <i>Rhysophora griseola</i> | México | Chiapas | Tapachula | 14.900 | -92.283300 |
| <i>Rhysophora griseola</i> | Equador | | | -00.15 | -78.35 |
| <i>Rhysophora griseola</i> | Venezuela | Anzoategui | Bergantin | 10.016700 | -64.366700 |
| <i>Rhysophora griseola</i> | Venezuela | Distrito Federal | Caracas | 10.500 | -66.916700 |
| <i>Rhysophora griseola</i> | Bolivia | La Paz | Mapiri, Rio Mapiri | -15.310000 | -68.216667 |
| <i>Rhysophora griseola</i> | Bolivia | La Paz | Mapiri, Rio Mapiri | -15.296667 | -68.260000 |
| <i>Rhysophora laffooni</i> | USA | Flórida | Fisheating Creek | 26.971667 | -81.100000 |
| <i>Rhysophora laffooni</i> | USA | Flórida | Port Mayaca | 26.970000 | -80.606667 |
| <i>Rhysophora laffooni</i> | USA | Flórida | South Bay | 26.698333 | -80.740000 |
| <i>Rhysophora laffooni</i> | USA | Flórida | Jupiter | 26.933333 | -80.093333 |
| <i>Rhysophora laffooni</i> | USA | Flórida | Lake Istokpoga | 27.374177 | -81.224855 |
| <i>Rhysophora laffooni</i> | USA | Flórida | Davie, Fort Lauderdale REC | 26.083709 | -80.238111 |
| <i>Rhysophora laffooni</i> | USA | Flórida | Lake Okeechobee | 26.933333 | -80.80 |
| <i>Rhysophora laffooni</i> | USA | Flórida | Polk | 28.100000 | -81.845000 |
| <i>Rhysophora liropus</i> | Argentina | Buenos Aires | Campana | -34.144400 | -58.965800 |
| <i>Rhysophora liropus</i> | Argentina | Buenos Aires | Dique Lujan | -34.353889 | -58.708056 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | Canadá | Ontário | Algonquin Park | 45.550000 | -78.600000 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | Canadá | Ontário | Eagle Lake | 49.753441 | -93.164803 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | Canadá | Ontário | Elgin, Hart creek | 42.75 | -81.166667 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | Canadá | Ontário | Lake Opinicon | 44.570000 | -76.320000 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | Canadá | Ontário | Ottawa | 45.416700 | -75.700 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | Canadá | Ontário | Sparrow Lake | 44.81 | -79.390 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | Canadá | Quebec | Lac Bernad | 45.758705 | -76.000381 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | Canadá | Quebec | Perkins Mills | 45.599967 | -75.623467 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | Canadá | Quebec | Saint-Pierre-de-Wakefield | 45.700605 | -75.716314 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Connecticut | Redding | 41.302600 | -73.383500 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Distrito de Columbia | Analoston Island | 38.895000 | -77.061667 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Flórida | Palmdale | 26.945000 | -81.316667 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Flórida | Archbold Biological Station | 27.181667 | -81.466667 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Flórida | Archbold Biological Station | 27.188333 | -81.338333 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Flórida | Highlands Hammock State Park | 27.471667 | -81.541667 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Flórida | Venus | 27.066667 | -81.356667 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Flórida | Sanibel Island | 26.440000 | -82.113333 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Flórida | Marion County | 29.21 | -82.06 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Flórida | Royal Palm Park Ranger Station | 25.381667 | -80.610000 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Flórida | Crescent City | 29.430000 | -81.510000 |

Tabela III (continuação). Registros de ocorrência das espécies de *Rhysophora* compiladas da literatura e obtidas através de coletas.

| Espécie | País | Estado | Localidade | Latitude | Longitude |
|----------------------------|-------------|--------------------------------------|------------------------------|-----------------|------------------|
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Maine | Bar Harbor | 44.3876 | -68.2039 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Maryland | Hyattsville | 38.956667 | -76.945000 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Massachusetts | Pocasset | 41.686200 | -70.616100 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Massachusetts | Rochester | 41.731667 | -70.820556 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Michigan | Mecosta | 43.620300 | -85.226400 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Missouri | Vancleve | 38.2350 | -92.1574 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | New Jersey | Riverton | 40.008400 | -74.996800 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | New Hampshire | Keene | 42.933700 | -72.278100 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Nova Iorque | Staten Island | 40.576281 | -74.144839 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Nova Iorque | West Nyack | 41.096667 | -73.973333 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Nova Iorque | Riverhead | 40.928333 | -72.662222 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Nova Iorque | Orient | 41.139000 | -72.303400 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Nova Iorque | Montauk | 41.035900 | -71.954500 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Ohio | | 40.5 | -82.5 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Texas | Bastrop | 30.110500 | -97.315300 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Virginia | Mt. Vernon | 38.708333 | -77.086667 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Virginia | Dyke March | 38.768333 | -77.048333 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Virginia | Lanexa at Chickahominy River | 37.423333 | -76.068333 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Virginia | Alexandria | 38.805000 | -77.046667 |
| <i>Rhysophora robusta</i> | USA | Virginia | Aquia Creek | 38.463333 | -77.385000 |
| <i>Rhysophora sp. n. 1</i> | Brasil | Paraná | Matinhos | -25.790000 | -48.526667 |
| <i>Rhysophora sp. n. 1</i> | Brasil | Amazonas | Manaus | -3.212472 | -59.941972 |
| <i>Rhysophora sp. n. 2</i> | Brasil | Paraná | Curitiba | -25.556424 | -49.226387 |
| <i>Rhysophora sp. n. 2</i> | Brasil | Paraná | Bocaiúva do Sul | -25.276667 | -48.975000 |
| <i>Rhysophora sp. n. 2</i> | Brasil | Paraná | Matinhos | -25.773333 | -48.513333 |
| <i>Rhysophora sp. n. 3</i> | Guiana | Região de Demerara-Mahaica | Georgetown | 6.81 | -58.143333 |
| <i>Rhysophora sp. n. 3</i> | Guiana | Região do Alto Takutu-Alto Essequibo | Karanambo | 3.728333 | -59.311667 |
| <i>Rhysophora sp. n. 4</i> | Guiana | Região de Demerara-Mahaica | Georgetown | 6.81 | -58.143333 |
| <i>Rhysophora sp. n. 4</i> | Brasil | Mato Grosso | Poconé | -16.601594 | -56.728332 |

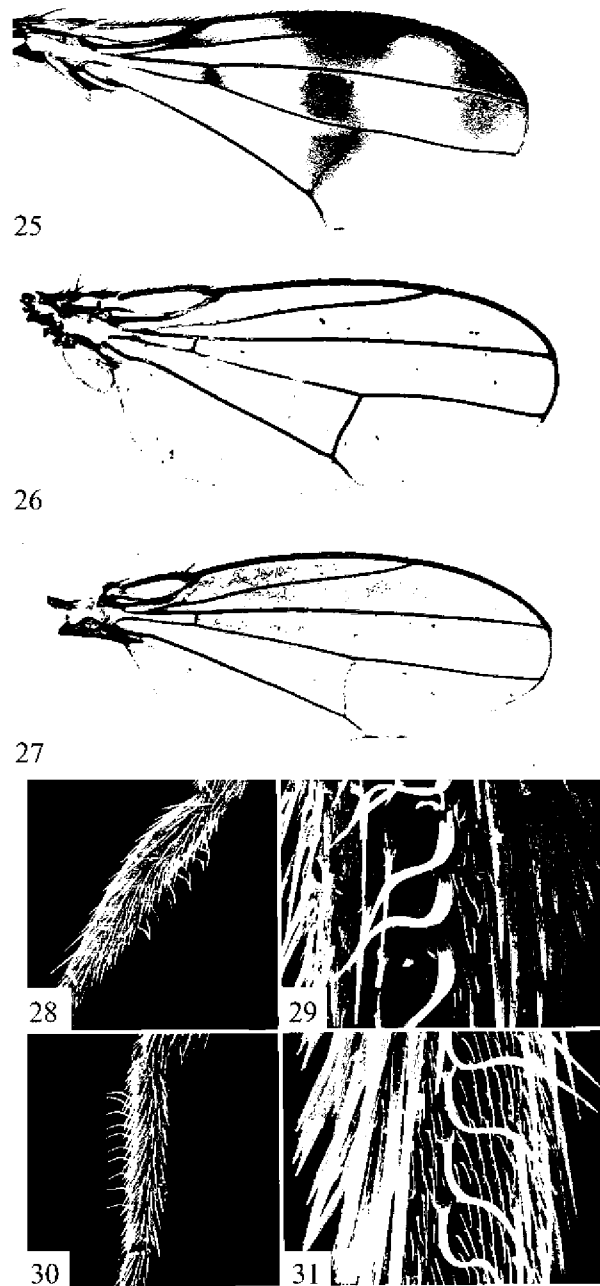
APÊNDICE 2: FIGURAS



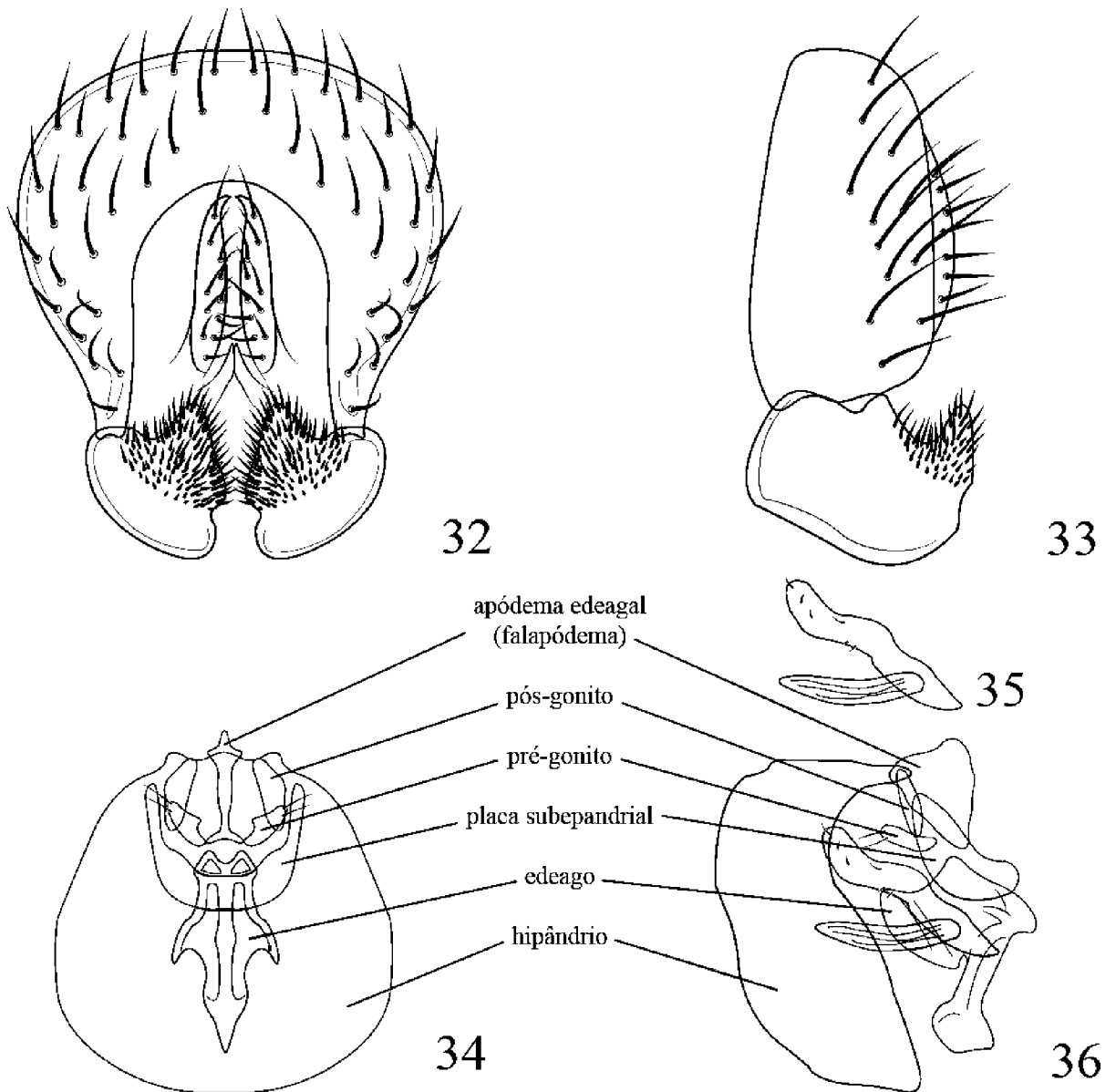
Figuras 1-12. Cabeça do macho, vista frontal. (1) *Helaeomyia petrolei*; (2) *Discomyza maculipennis*; (3) *Mimapsilopa mathisi*; (4) *Guttipsilopa (N.) stonei*; (5) *Paratissa neotropica*; (6) *Rhysophora griseola*; (7) *R. robusta*; (8) *Rhysophora sp. n. 4*; (9) *R. laffooni*; (10) *Rhysophora sp. n. 1*; (11) *Rhysophora sp. n. 2*; (12) *Rhysophora sp. n. 3*. Escala: 0,1 mm.



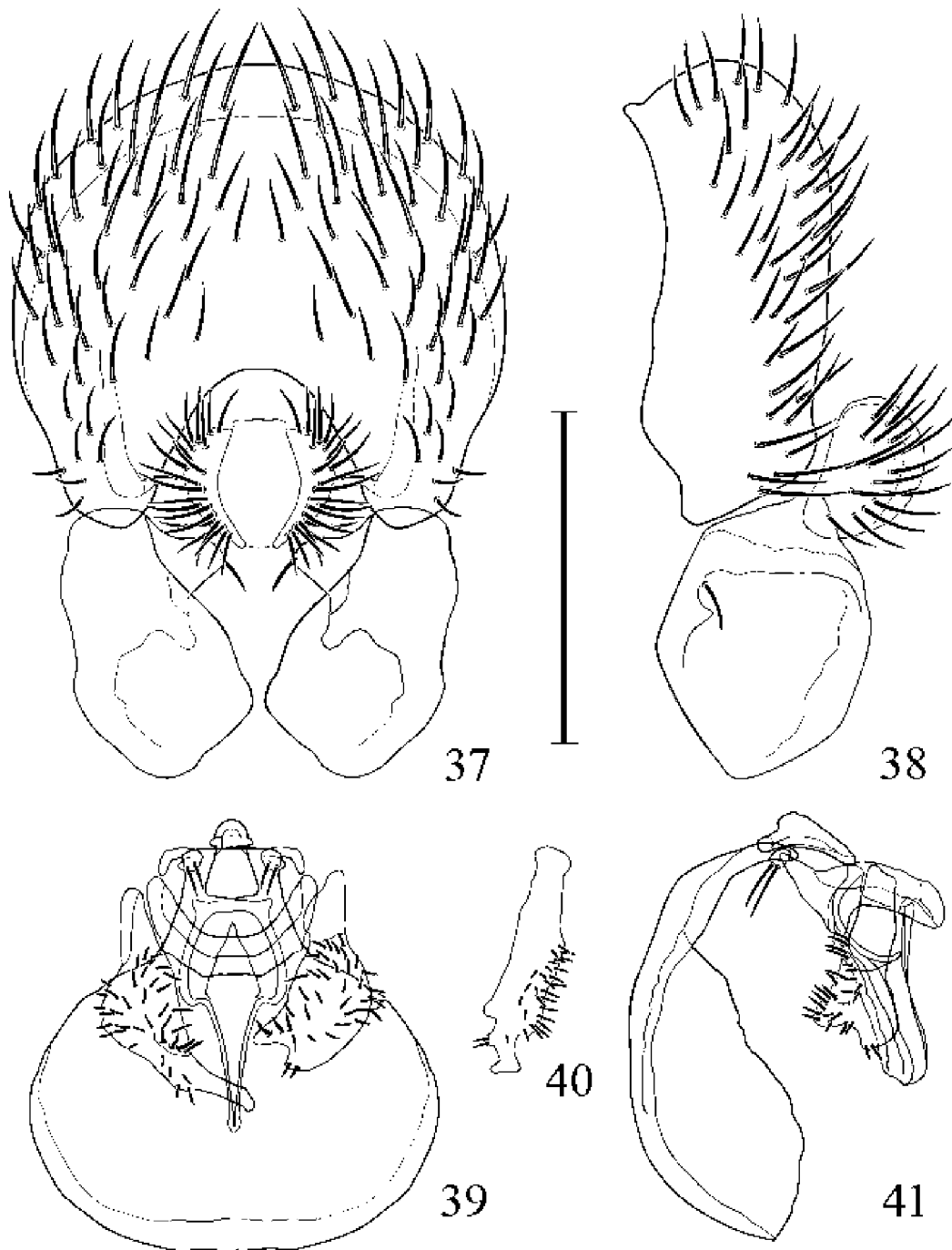
Figuras 13-24. Hábito do macho, vista lateral. (13) *Helaeomyia petrolei*; (14) *Discomyza maculipennis*; (15) *Guttipsilopa* (N.) *stoneyi*; (16) *Mimapsilopa mathisi*; (17) *Paratissa neotropica*; (18) *Rhysohora griseola*; (19) *R. robusta*; (20) *Rhysohora* sp. n. 4; (21) *R. laffooni*; (22) *Rhysohora* sp. n. 1; (23) *Rhysohora* sp. n. 2; (24) *Rhysohora* sp. n. 3. Escala: 1 mm.



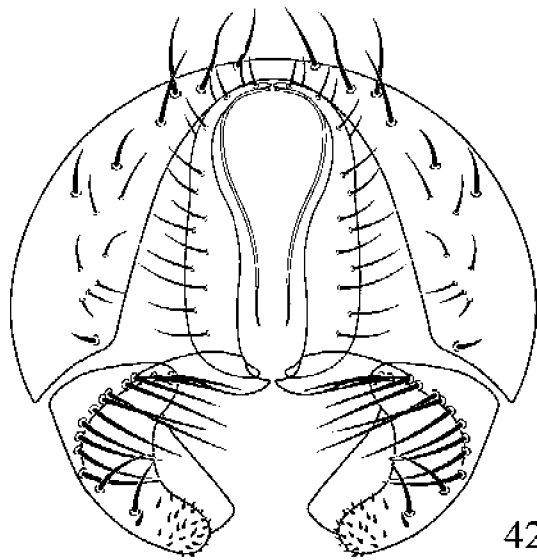
Figuras 25-31. Asa. (25) *Discomyza maculipennis* (Fonte: Mathis & Zatwarnicki 2005: Fig. 21); (26) *Rhyssophora robusta*; (27) *R. ardeoceras* (Fonte: Mathis 1977: Figs 18-19); Micrografia eletrônica de varredura de *Rhyssophora ardeoceras* e *R. robusta*. *R. robusta*: (28) Tarsômero basal posterior, vista lateral; (29) Tarsômero basal posterior, detalhe da vista ventral; *R. ardeoceras*: (30) Tarsômero basal posterior, vista lateral; (31) Tarsômero basal posterior, detalhe da vista ventral (Fonte: Rao & Mathis 1995: Figs 14-15, 17-18).



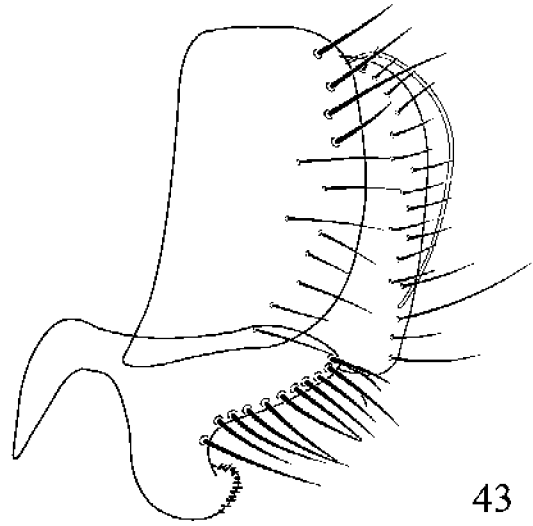
Figuras 32-36. *Mimapsilopa mathisi*. (32) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstyli), vista posterior; (33) Idem, vista lateral; (34) Genitália, vista posterior; (35) cláspes com dois processos, vista lateral; (36) Genitália, vista lateral. Escala: 0,1 mm.



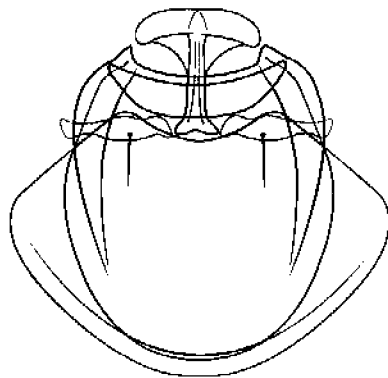
Figuras 37-41. *Discomyza maculipennis*. (37) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (38) Idem, vista lateral; (39) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], cláspes, hipândrio, placa subepândrial, pré-gonitos), vista posterior; (40) Cláspes esquerdo, vista lateral; (41) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], cláspes, hipândrio, placa subepândrial, pré-gonitos), vista lateral. Escala: 0,1 mm. (Fonte: Mathis & Zatwarnicki 2005: Figs 1-5).



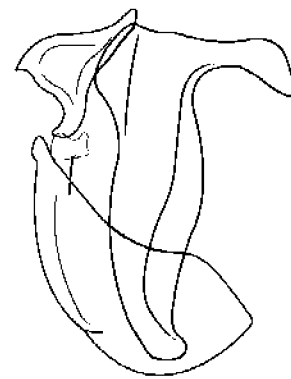
42



43

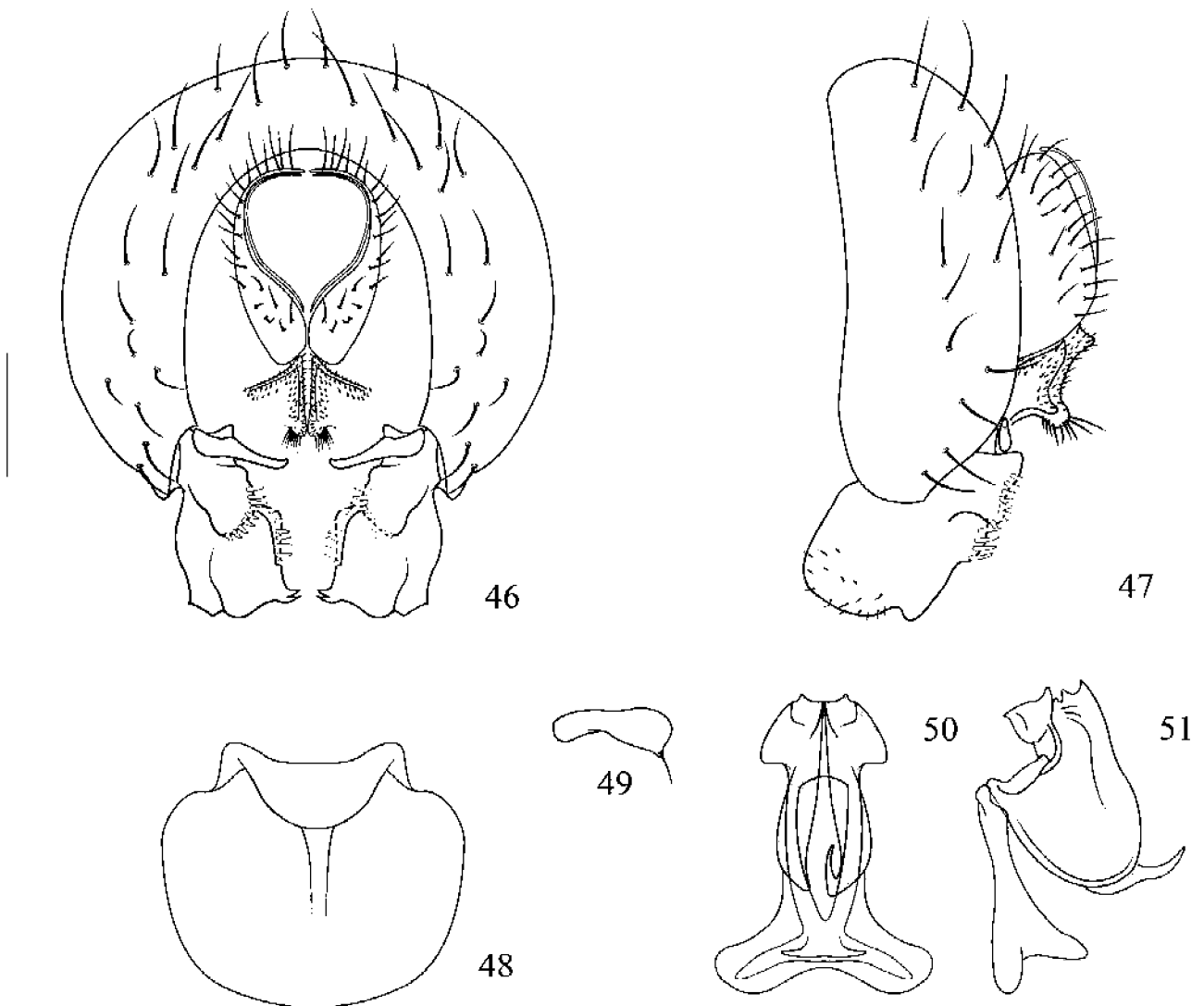


44

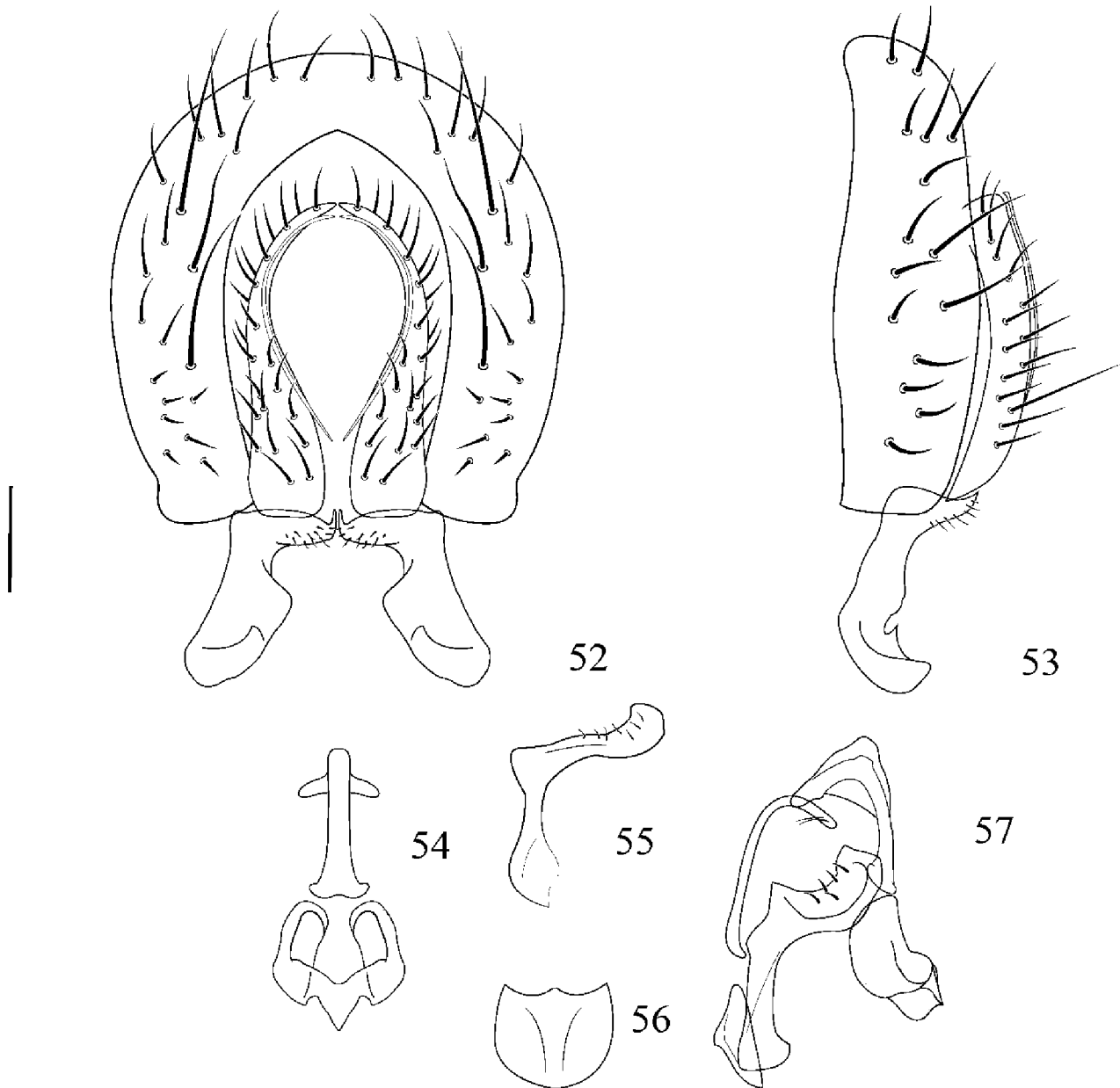


45

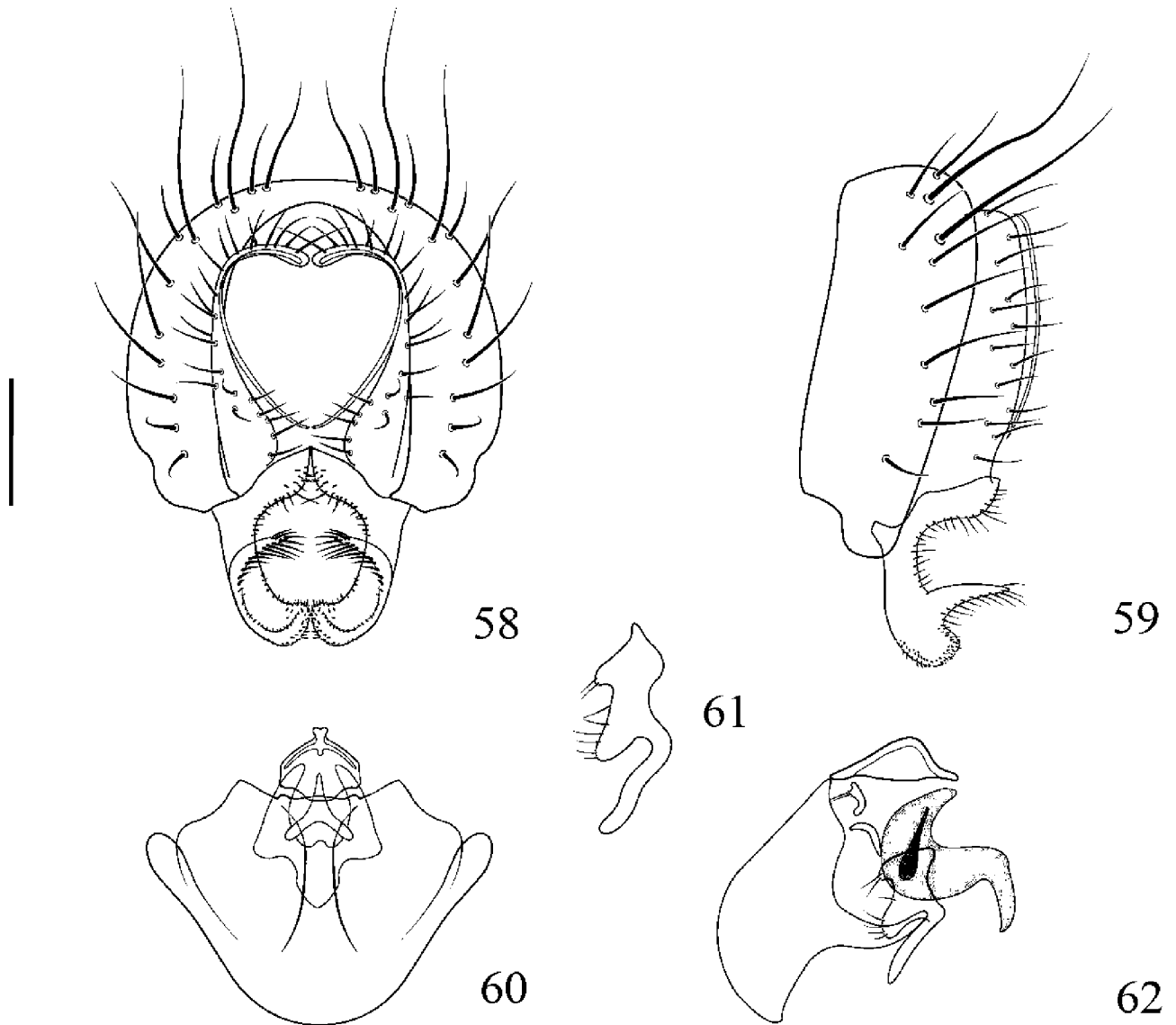
Figuras 42-45. *Rhyssophora robusta*. (42) Terminália do macho (cercos, epândrio, clásperes, surstylos), vista posterior; (43) Idem, vista lateral; (44) Genitália (apódema eedeagal, eedeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (45) Genitália (apódema eedeagal, eedeago [cinza], hipândrio, pré-gonitos), vista lateral. Escala: 0,1 mm.



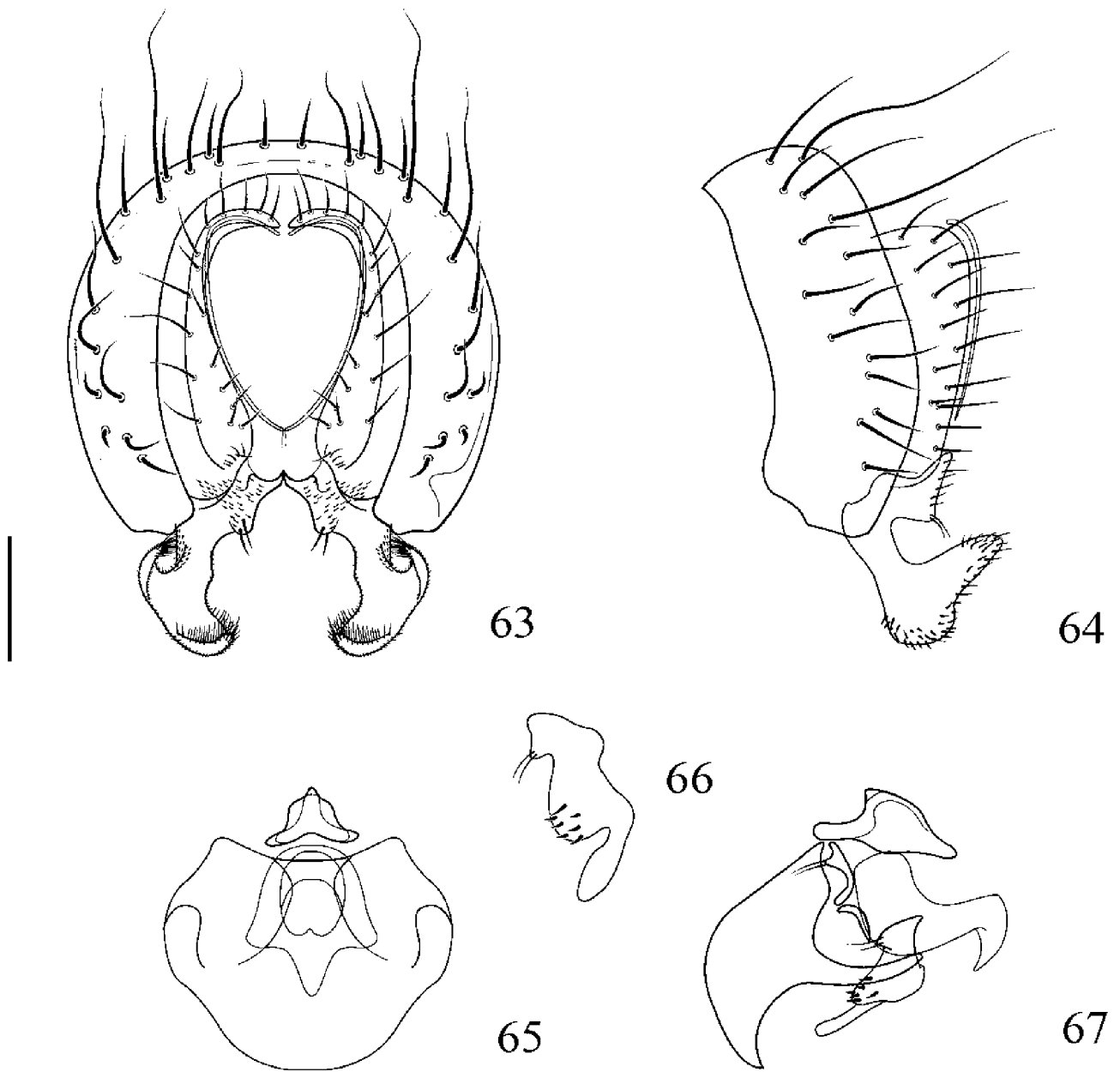
Figuras 46-51. *Rhyosphora ardeoceras*. (46) Terminália do macho (cercos, epândrio, clásperes, surstilos), vista posterior; (47) Idem, vista lateral; (48) Hipândrio, vista anterior; (49) Pré-gonito; (50) Apódema edeagal e edeago [cinza], vista ventral; (51) Idem, vista lateral. Escala: 0,1 mm.



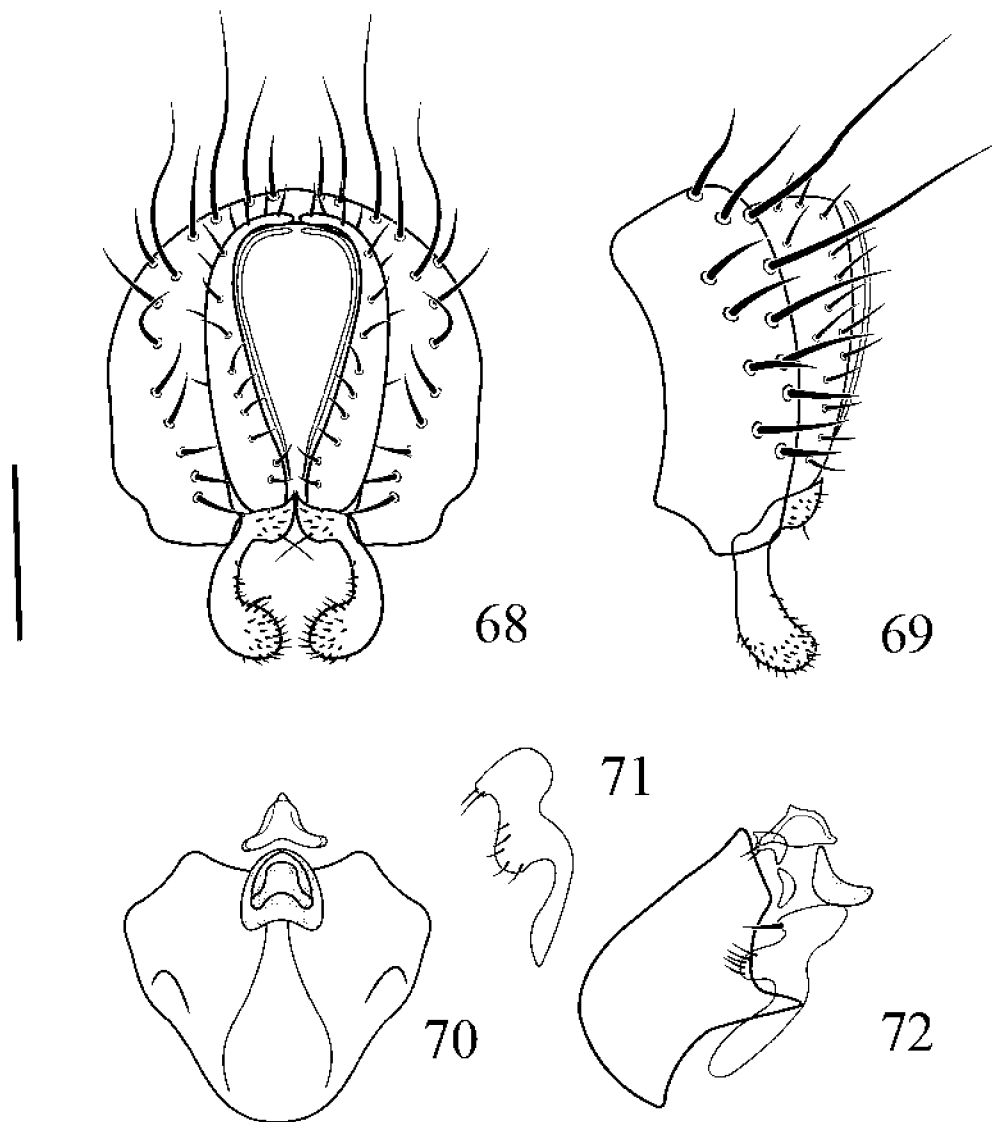
Figuras 52-57. *Rhyssophora griseola*. (52) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstylos), vista posterior; (53) Idem, vista lateral; (54) Apódema eedeagal e eedeago, vista posterior; (55) Cláspes; (56) Hipândrio, vista posterior; (57) Genitália (apódema eedeagal, eedeago [cinza], hipândrio, pré-gonitos), vista lateral. Escala: 0,1 mm.



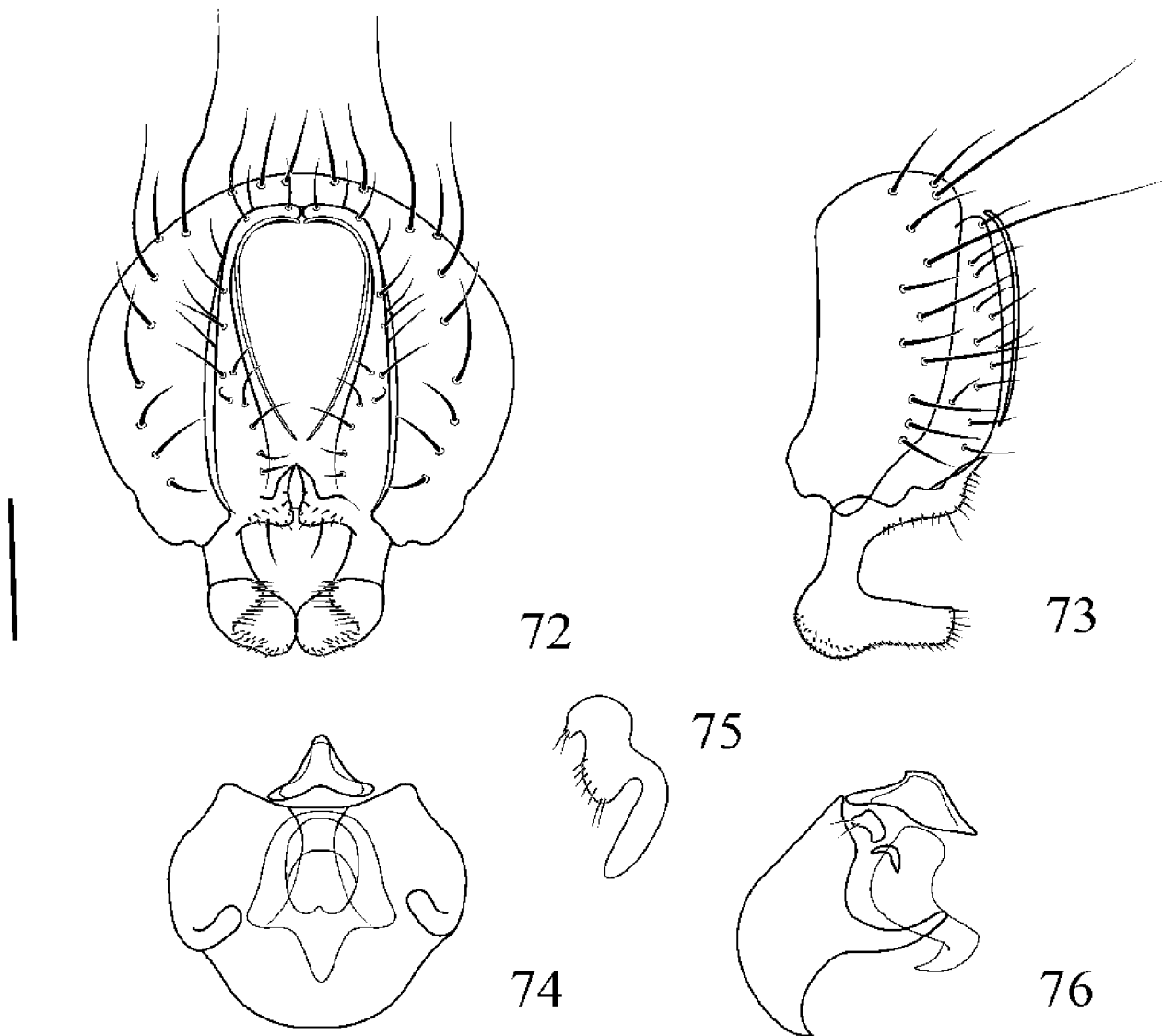
Figuras 58-62. *Rhyssophora laffooni*. (58) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (59) Idem, vista lateral. (60) Genitália (apódema edeagal, eedeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (61) Cláspes; (62) Genitália (apódema edeagal, cláspes, eedeago [cinza], hipândrio, pré-gonitos) vista lateral. Escala: 0,1 mm.



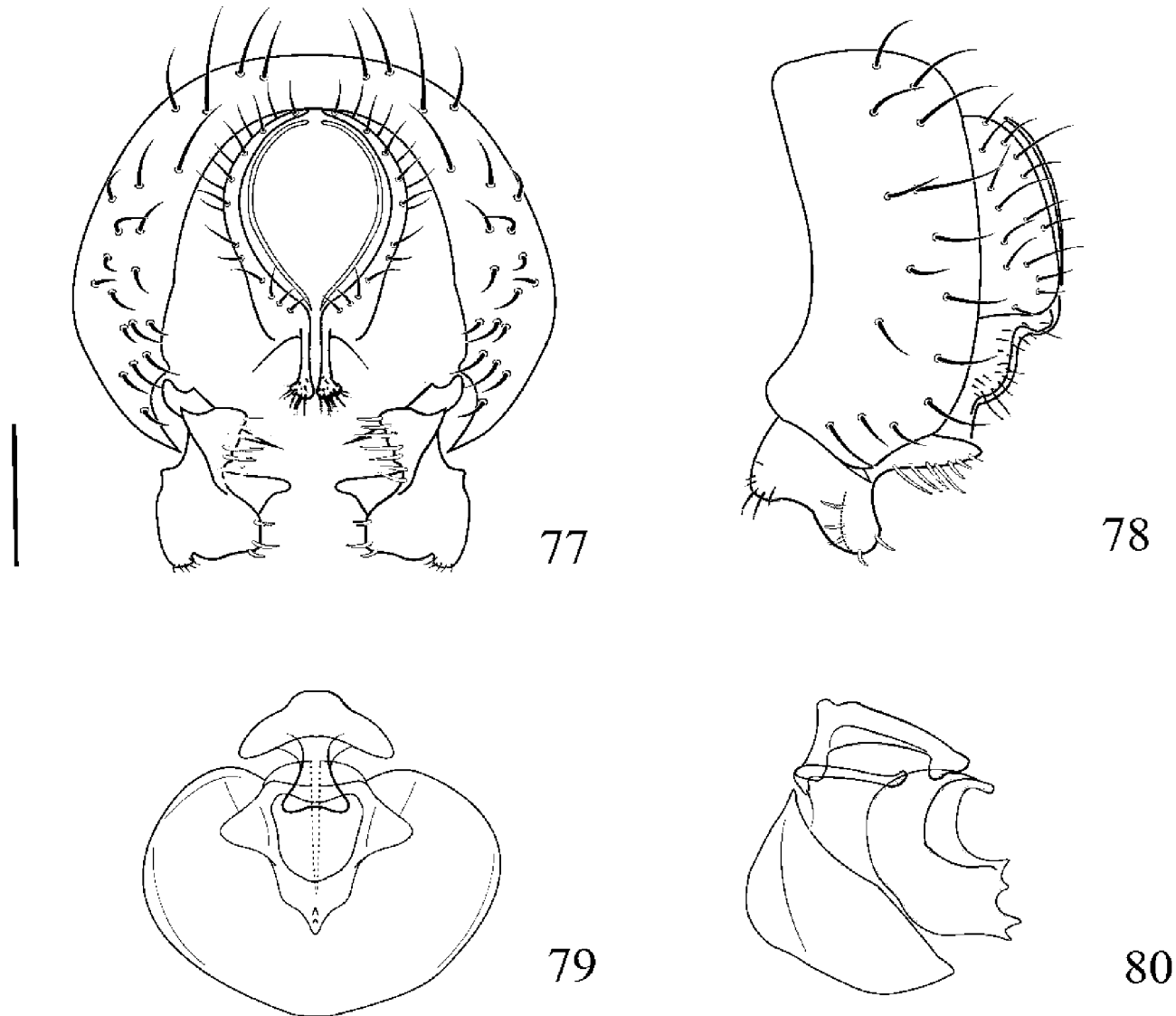
Figuras 63-67. *Rhysofhora* sp. n. 2. (63) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (64) Idem, vista lateral. (65) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (66) Cláspes; (67) Genitália, (apódema edeagal, cláspes, edeago [cinza], hipândrio, pré-gonitos), vista lateral. Escala: 0,1 mm.



Figuras 68-71. *Rhyssophora* sp. n. 1. (68) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (69) Idem, vista lateral. (70) Genitália (apódema eideagal, eideago [cinza], hipândrio) vista posterior; (71) Cláspes; (72) Genitália (apódema eideagal, cláspes, eideago [cinza], pré-gonitos, hipândrio), vista lateral. Escala: 0,1 mm.



Figuras 72-76. *Rhsophora* sp. n. 3. (72) Terminália do macho (cercos, epândrio, surstilos), vista posterior; (73) Idem, vista lateral. (74) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (75) Cláspes; (76) Genitália, (apódema edeagal, edeago [cinza], pré-gonitos, hipândrio), vista lateral. Escala: 0,1 mm.



Figuras 77-80. *Rhysofhora* sp. n. 4. (77) Terminália do macho (cercos, epândrio, cláspes, surstylos), vista posterior; (78) Idem, vista lateral. (79) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio) vista posterior; (80) Genitália (apódema edeagal, edeago [cinza], hipândrio, pré-gonito), vista lateral. Escala: 0,1 mm.

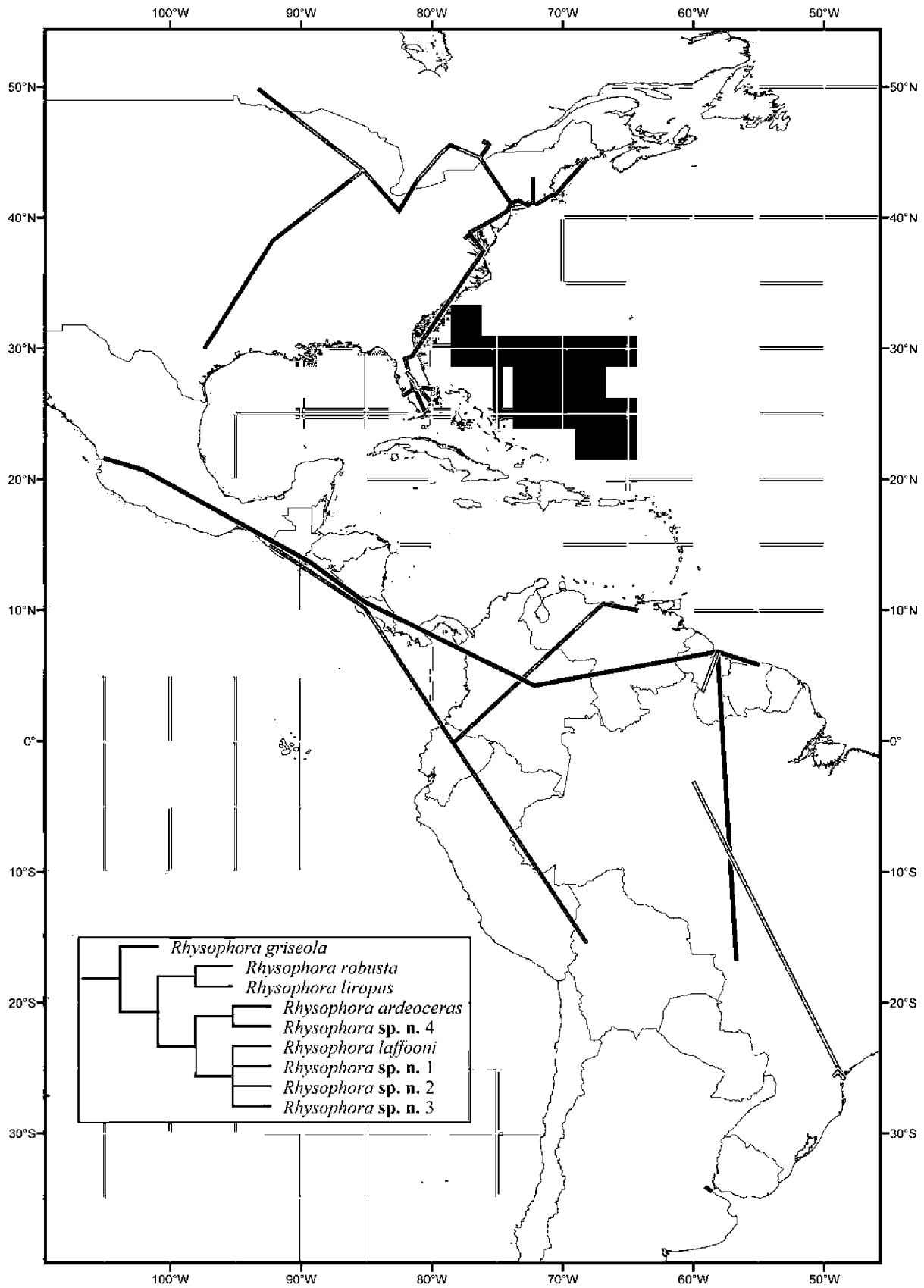


Figura 82. Filogenia de *Rhyssophora* e traços individuais das espécies do gênero. Traço cinza corresponde à distribuição de *R. griseola*, traço lilás à do clado *robusta*, traço azul à do clado *ardeoceras* e traço verde à do clado *laffooni*.

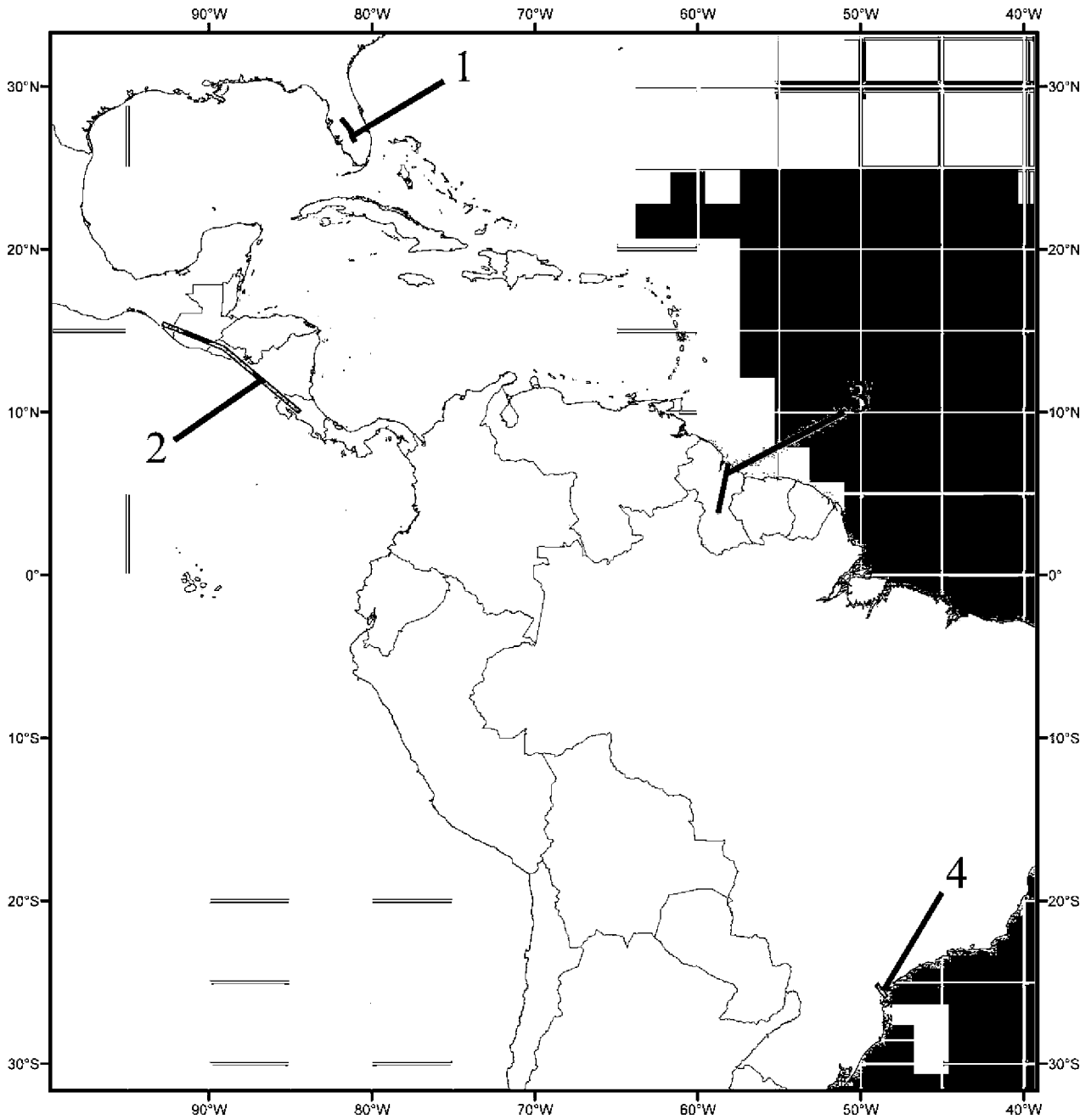


Figura 83. Traços generalizados para *Rhysophora*. 1, *R. laffooni* + *R. robusta*; 2, *R. ardeoceras* + *R. griseola*; 3, *Rhysophora*. sp. n. 3 + *Rhysophora*. sp. n. 4; 4, *Rhysophora*. sp. n. 1 + *Rhysophora*. sp. n. 2.

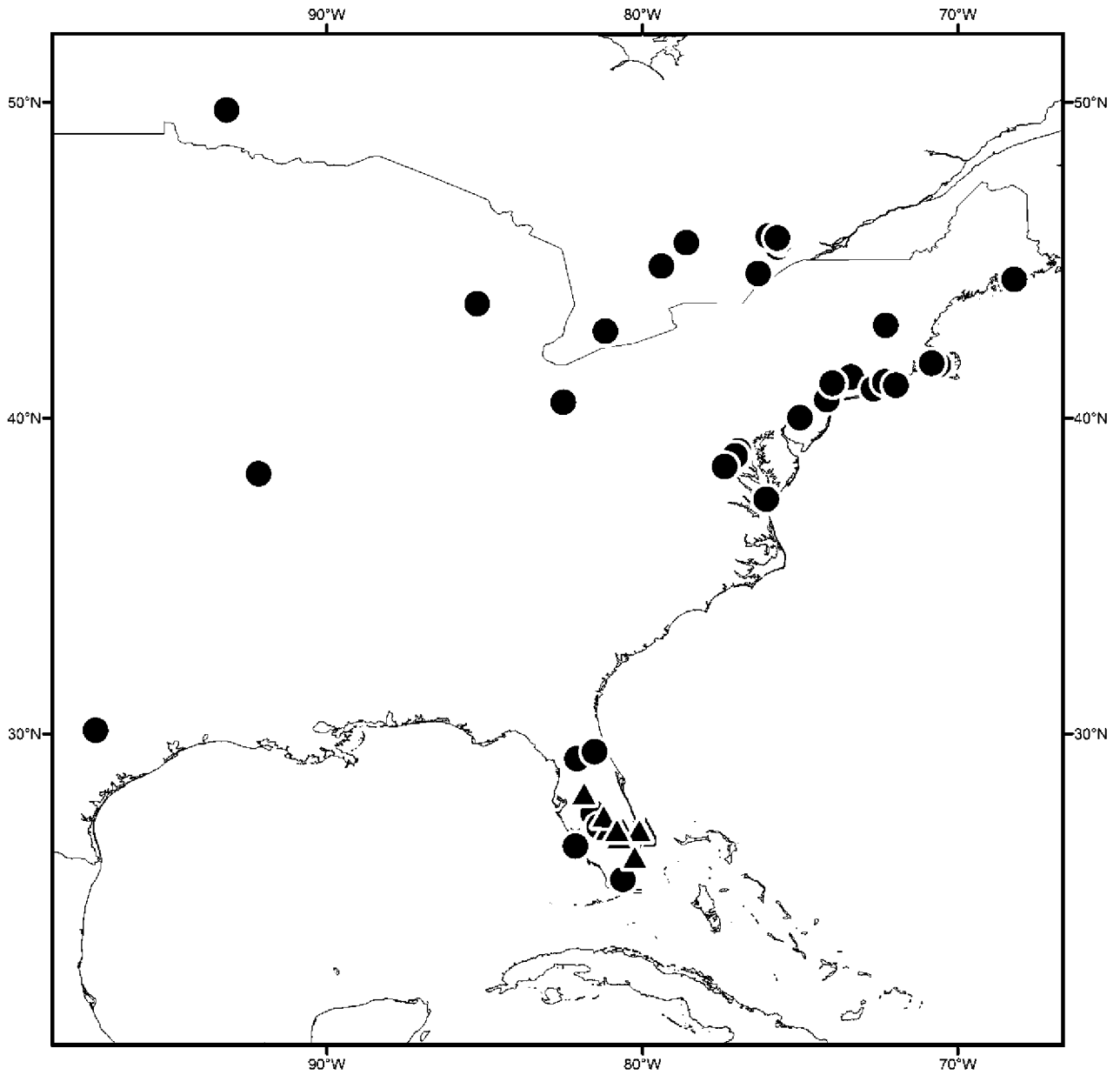


Figura 84. Distribuição geográfica de *Rhysophora laffooni* (▲) e *Rhysophora robusta* (●).

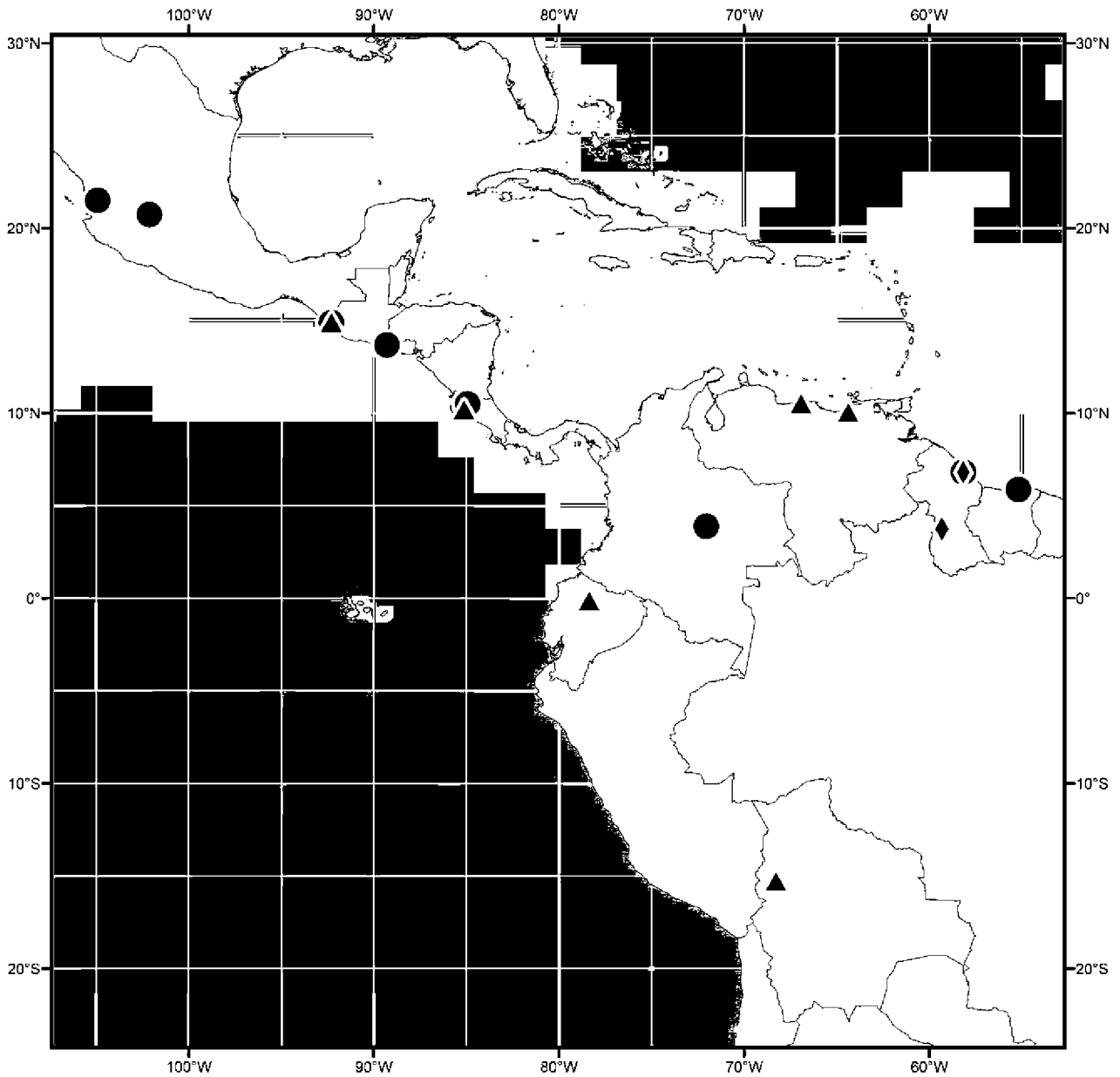


Figura 85. Distribuição geográfica das espécies de *Rhysophora ardeoceras* (●), *Rhysophora griseola* (▲), *Rhysophora* sp. n. 3 (◆).

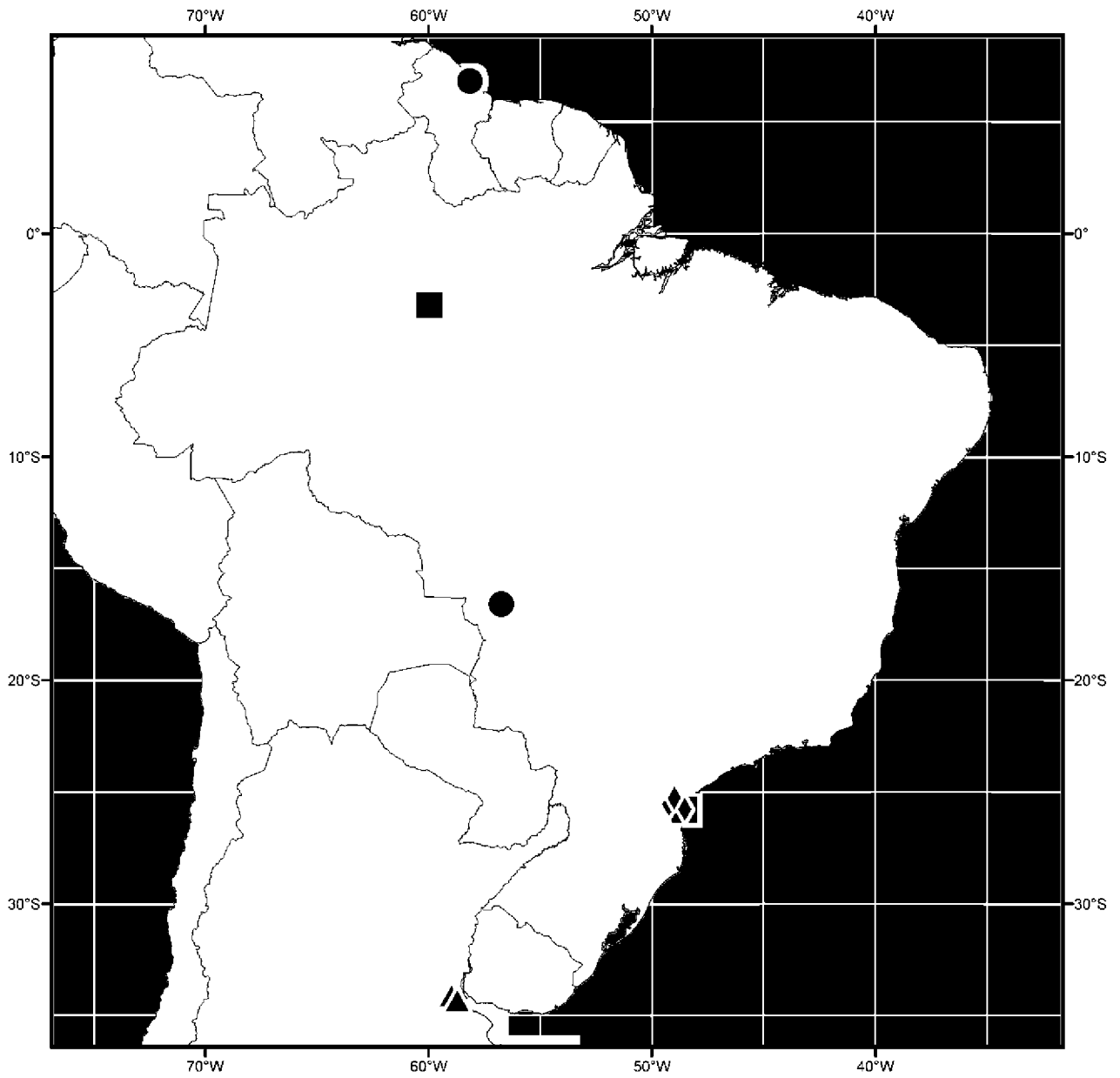


Figura 86. Distribuição geográfica das espécies de *Rhysohora liropus* (▲), *Rhysohora* sp. n. 1 (■), *Rhysohora* sp. n. 2 (◆), *Rhysohora* sp. n. 4 (●).

APÊNDICE 3: TAXONOMIA

Gênero *Rhysophora* Cresson, 1924

Rhysophora Cresson 1924: 159 (feminino). Espécie-tipo: *Rhysophora robusta* Cresson 1924, monotipo (descrição). - Cresson 1942: 105, 123 (chave, revisão). - Sturtevant & Wheeler 1954: 160 (chave). - Wirth & Stone 1956: 465 (chave). - Wirth 1965: 743 (catálogo para Região Neártica). - Mathis 1977: 921-945 (revisão). - Rao & Mathis 1995: 666-688 (revisão). - Mathis & Zatwarnicki 1995: 29 (catálogo do mundo).

Diagnose. Espécimes de *Rhysophora* são similares aos de outros gêneros de Discomyzini, mas podem ser diferenciados pela seguinte combinação de caracteres: **Cabeça:** cerda vertical externa com cerca de 1/2 do comprimento ou menor que a cerda vertical interna, nunca iguais; três cerdas orbitais: duas proclinadas, a anterior bem desenvolvida e a posterior muito reduzida e uma reclinada e longa, inserida aproximadamente no mesmo nível transversal que a proclinada posterior; cerda intrafrontal ausente; arista pectinada com 7-15 ramos dorsais; base da arista com pequenos ramos; face com fossas antenais e carena relativamente distintas ou face plana. **Tórax:** cerda supra-alar pós-sutural pouco maior que a cerda pós-alar; asa suavemente escura ou hialina; base da veia R_{2+3} do lado dorsal da asa nua, sem uma fila de pequenas cerdas; álula bem-desenvolvida; tarsos médio e posterior claros; coxa média com 1 cerda longa, em forma de espinho; tarsômero basal posterior do macho suavemente inchado, com uma fila de cerdas curvadas, claras e distintas inseridas em um canal ao longo do tarsômero. **Abdomên:** normalmente cinza escuro ou castanho-escuro; genitália simétrica; epândrio em forma de U invertido em vista posterior; cercos quase tão altos quanto o epândrio ou com metade da altura do epândrio e inseridos dorsalmente; surstilos (pré-surstilos) variáveis, muito reduzidos ou proeminentes; cláspes (pós-surstilos) variáveis, proeminentes e bem-desenvolvidos ou relativamente pouco desenvolvidos, compostos por um ou dois processos; Pré-gonito em forma de placa retangular desenvolvida ou muito pequeno, com uma ou duas cerdas, geralmente associado com o hipândrio e os cláspes; apódema edeagal ou falapódema subtriangular em vista lateral; placa subepandrial ausente; edeago geralmente em forma de tubo, com projeções anteriores ou posteriores e variados em forma conforme a espécie; hipândrio geralmente côncavo, tão largo quando longo, com margens laterais planas ou com processos orientados posteriormente.

Redescrição: comprimento de 2,0 a 4,4 mm, normamente castanho-escuro ou cinza-escuro.

Cabeça: Fronte mais larga que longa; mesofrente geralmente triangular, variável, com a base no vértice e o ângulo anterior na sutura ptilinial, forma do triângulo variável entre as espécies; triângulo ocelar suavemente elevado da frente; cerda ocelar pseudoposterior inserida na margem posterior do triângulo ocelar, desenvolvidas ou muito reduzidas; cerdas ocelares proclinadas, bem desenvolvidas, inseridas posteriormente ao ocelo anterior; duas diminutas cerdas inseridas no interior do triângulo ocelar; cerdas ocelares maiores que o dobro das cerdas ocelares pseudoposteriores; cerdas intrafrontais ausentes; cerdas verticais internas longas, geralmente duas vezes mais longas ou mais que a cerda vertical externa; cerdas oculares posteriores diminutas, distribuídas pela margem posterior do olho; três cerdas fronto-orbitais, duas proclinadas, a anterior bem desenvolvida e a posterior muito reduzida e uma reclinada, inserida aproximadamente no mesmo nível transversal que a proclinada posterior; antenas divergentes; arista inserida na margem dorso-lateral do flagelômero I; arista pectinada com 7-15 ramos dorsais e pequenos ramos na base; base do flagelômero mais larga que o resto do flagelômero; flagelômero densamente coberto por pequenas cerdas; pedicelo subtriangular, com cerca de 6-10 cerdas ao longo da margem anterior e com duas cerdas proeminentes, em forma de espinhos, inseridas dorsalmente e proclinadas; cabeça mais alta que larga, tão alta como larga ou mais larga que alta; face suavemente convexa em vista lateral, com fossas relativamente desenvolvidas formando uma carena ou face quase planas; 4-5 cerdas faciais ao longo das margens laterais da face; cerdas faciais com cerca de metade da largura da face ou o par mais dorsal quase da mesma largura da face; fila de pequenas cerdas parafaciais paralelas às cerdas faciais; cerda da gena presente, proeminente; cerdas pequenas dispersas na região da gena; olho mais alto que largo; razão da gena/olho menor que 0,25; palpo maxilar com cerdas esparsas e uma cerda longa na extremidade; clipeo grande e coberto com micromento, ocupando toda a cavidade cranial.

Tórax: geralmente castanho-escuro ou cinza-escuro, podendo ser mais claro lateralmente; coberto com microtomento; escudo coberto com pequenas cerdas; escutelo parabólico em vista dorsal, com margens geralmente bem definidas; cerda supra-alar pré-sutural presente e desenvolvida ou ausente; uma cerda inserida no pós-pronoto; anepsterno coberto com pequenas cerdas e com quatro cerdas inseridas na margem posterior, uma delas muito longa; catepisterno com diminutas cerdas e uma longa cerda catepisternal, normalmente voltada para cima; duas cerdas notopleurais inseridas no mesmo nível; um par cerdas acrosticais pré-escutelares inseridas um pouco à frente de um par de cerdas dorsocentrais; cerda supra-alar pós-sutural longa, igual ou pouco mais longa que a cerda pós-alar; um par de cerdas escutelares apicais; um par de cerdas escutelares basais; pernas cobertas por microtomento e com pequenas cerdas inseridas; tarsos médio e posterior mais claros que o resto do corpo, com exceção do tarsômero mais distal; fêmur médio com uma ou 3-4 cerdas proeminentes

em forma de espinho no terço apical; tíbia com uma ou duas cerdas em forma de espinho na extremidade distal, especialmente proeminente na tíbia média; fêmur posterior com ou sem uma cerda proeminente na extremidade distal; tarsômero basal posterior do macho suavemente inchado, com uma fila de cerdas curvadas, claras e distintas inseridas em um canal ao longo do tarsômero basal; cabeça do haltere branca e base castanha; asas hialinas ou suavemente escuras; razão da veia costal XX; razão da veia M próximo de 1; margem anterior da asa coberta por pequenas e robustas cerdas até a veia R_{4+5} ; duas cerdas proeminentes na veia costal, próxima da quebra subcostal; margem costal entre basicosta, tégula e quebra humeral com 4-5 cerdas longas; base da veia R_{2+3} do lado dorsal da asa nua, sem uma fila de pequenas cerdas.

Abdômen: geralmente castanho-escuro ou cinza-escuro, coberto por microtomento e pequenas cerdas; 3º, 4º e 5º tergitos normalmente com longas cerdas semieretas inseridas na margem posterior; 2º esternito subtriangular; Terminália do macho: Epândrio em forma de U invertido em vista posterior; cercos quase tão altos quanto o epândrio ou com metade da altura do epândrio e inseridos dorsalmente, com uma região suavemente esclerotizada localizada abaixo dos cercos; margem ventral dos cercos gradualmente mesclando-se com a membrana; surstilo variável, muito reduzido ou bem desenvolvido, forma varia de acordo com a espécie; cláspes proeminente ou relativamente pequeno, simples ou composto por dois processos; cláspes com fila de cerdas de cerdas proeminentes inseridas na margem posterior ou cerdas esparsas sobre a superfície; pré-gonito desenvolvido ou muito reduzido, composto por 1-2 segmentos (pré e pós-gonito podem estar fundidos), em forma de placa subretangular ou como um pequeno ramo bifurcado, com 1-2 cerdas inseridas; pré-gonito normalmente associado com o hipândrio e os cláspes; apódema edeagal (falapódema) subtriangular em vista lateral; placa subepandrial ausente; edeago com a forma de um tubo curto ou longo, com uma grande projeção anterior ou uma pequena projeção posterior, forma varia de acordo com a espécie; hipândrio tão largo quanto longo, côncavo ou quase achatado, com margens laterais ou planas ou com projeções orientadas posteriormente.

Rhysophora sp. n. 1

Diagnose. Espécimes de *Rhysophora* sp. n. 1 são similares a *R. laffooni*, *Rhysophora* sp. n. 2 e *Rhysophora* sp. n. 3, mas podem ser diferenciados pelas seguintes características: geralmente cinza escuro ou castanho escuro a negro; cabeça tão larga quanto alta; região central da face suavemente mais proeminente que a região inferior em vista lateral; surstilos pouco esclerotizados e claviforme, sem uma bifurcação na extremidade.

Descrição: geralmente castanho-escuro a cinza-escuro, comprimento de 2,10 a 2,70 mm. **Cabeça:** razão comprimento/largura da frente 0,54-0,59; triângulo mesofrontal um pouco brilhante com o ângulo anterior arqueado; parafronte densamente microtomentosa entre o triângulo mesofrontal e as placas fronto-orbitais, com um aspecto de veludo negro; placas fronto-orbitais unidas ao triângulo mesofrontal na base posterior do triângulo; cerda vertical interna cerca de 4X mais longa que a cerda vertical externa; cerda vertical externa inserida próxima e posteriormente à cerda vertical interna; cerda ocelar pseudoposterior desenvolvida, suavemente mais longa que a cerda vertical externa, divergente; duas cerdas diminutas proclinadas no interior do triângulo ocelar; três cerdas fronto-orbitais, duas proclinadas, a anterior bem desenvolvida e a posterior muito reduzida e uma reclinada, inserida aproximadamente no mesmo nível transversal que a posterior proclinada; cerda fronto-orbital proclinada anterior com o mesmo comprimento da cerda vertical externa; cerda fronto-orbital reclinada suavemente mais longa que a cerda ocelar; antena escura: flagelômero castanho-escuro, muito microtomentoso, com o ápice arredondado; comprimento do flagelômero cerca de 1,5 vezes o comprimento do escapo e do pedicelo; com duas cerdas proeminentes, proclinadas, em forma de espinhos, inseridas dorsalmente e cerca de 10 cerdas ao longo da margem anterior, a cerda mais ventral proeminente; pequenas ramificações na base da arista; arista com 11-12 ramos inseridos dorsalmente; pequenos ramos inseridos na porção basal da arista; razão largura/altura da face 0,55-0,58; face plana e não muito larga, com a margem ventral suavemente emarginada; região central da face suavemente mais proeminente que a região inferior em vista lateral, face larga; margem ventral da face suavemente emarginada; 4-5 pares de cerdas faciais, os dois pares dorsais proeminentes, as demais curtas; o par dorsal mais longo que metade da largura da face; razão largura/altura olho 0,69-0,71; razão gena/olho 0,10-0,11; gena clara e recoberta por cerdas; cerda genal longa e proeminente; clipeo grande, ocupando toda a cavidade subcranial e coberto por microtomento da mesma cor da face; palpo maxilar longo e delgado, castanho e com uma fila de cerdas inseridas ventralmente; peças bucais escuras.

Tórax: Geralmente cinza-escuro ou castanho escuro a negro, microtomentoso; cerda supra-alar pré-sutural presente, cerca de metade do comprimento da cerda supra-alar pós-sutural; duas cerdas anepisternais desenvolvidas, a ventral cerca de duas vezes o comprimento da dorsal; asas hialinas, com as margens anteriores suavemente arqueadas; razão da veia costal 0,69-0,72; razão da veia M 0,61-0,71; extremidade do haltere branca, base castanha. Fêmora e tíbias escuras; tarso anterior escuro, tarsos médio e posterior claros com o tarsômero distal escuro; fêmur médio com 3-4 cerdas em forma de espinho e proeminentes, uma destas cerdas mais longa que as demais, inseridas anteriormente; tibia média com duas cerdas em forma de espinho inseridas na extremidade distal; fêmur posterior com uma cerda proeminente na extremidade distal, inserida anteriormente.

Abdômen: cinza-escuro a castanho-escuro, um pouco brilhante; esternito II triangular; tergitos IV e V com cerdas proeminentes inseridas nas margens posteriores; Terminália do macho: epândrio em vista lateral com margens paralelas; longas cerdas inseridas na margem dorsal do epândrio; cercos altos, com mais de 2/3 da altura do epândrio; surstilo desenvolvido, e coberto por cerdas diminutas, com a projeção posteroventral achatada e a extremidade arredondada; cláasper caliciforme, com pequenas cerdas inseridas, com um processo estiliforme longo e curvado no sentido ventral; processo estiliforme com cerca de 2/3 do comprimento do cláasper; falapódema subtriangular em vista lateral, com a extremidade anterior mais larga que a posterior; edeago tubular, curto, pequeno, sem uma projeção posterior; pré-gonito curto e pequeno, com uma bifurcação na extremidade proximal, com duas cerdas inseridas; hipândrio côncavo, com um par de processos orientados posteriormente situados nas margens laterais.

Rhysophora sp. n. 2

Diagnose. Espécimes de *Rhysophora* sp. n. 2 são similares a *R. laffooni*, *Rhysophora* sp. n. 1 e *Rhysophora* sp. n. 3, mas podem ser diferenciadas pelas seguintes características: geralmente cinza escuro ou castanho escuro a negro; cabeça mais larga que longa; razão largura/altura da face 0,7-0,8; projeção do cláasper curta; surstilo bem desenvolvido, proeminente e bifurcado na extremidade; comprimento do corpo cerca de 2,40 a 3,00 mm.

Descrição: predominantemente castanho-escuro ou cinza escuro a negro, comprimento de 2,40 a 3,00 mm.

Cabeça: razão comprimento/largura da frente 0,55-0,56; frente geralmente negra; triângulo mesofrontal um pouco brilhante com o ângulo anterior arqueado; parafronte densamente microtomentosa entre o triângulo mesofrontal e as placas fronto-orbitais, com um aspecto de veludo negro; placas fronto-orbitais unidas ao triângulo mesofrontal na base posterior do triângulo; cerda vertical interna cerca de 4X mais longa que a cerda vertical externa; cerda vertical externa inserida próxima e posteriormente à cerda vertical interna; cerda ocelar pseudoposterior desenvolvida, suavemente mais longa que a cerda vertical externa, divergente; duas cerdas diminutas proclinadas no interior do triângulo ocelar; três cerdas fronto-orbitais, duas proclinadas, a anterior bem desenvolvida e a posterior muito reduzida e uma reclinada, inserida aproximadamente no mesmo nível transversal que a posterior proclinada; cerda fronto-orbital proclinada anterior com o mesmo comprimento da cerda vertical externa; cerda fronto-orbital reclinada suavemente mais longa que a cerda ocelar; antena escura: flagelômero castanho-escuro, muito microtomentoso, com o ápice

arredondado; comprimento do flagelômero cerca de 1,5 vezes o comprimento do escapo e do pedicelo; pedicelo da mesma cor do corpo, com duas cerdas proeminentes, proclinadas, em forma de espinhos, inseridas dorsalmente e cerca de 10 cerdas ao longo da margem anterior, a cerda mais ventral proeminente; arista com 11-12 ramos inseridos dorsalmente; pequenos ramos inseridos na porção basal da arista; razão largura/altura da face 0,7-0,8; face plana e larga, com a margem ventral suavemente emarginada; 4-5 pares de cerdas faciais, os dois pares dorsais proeminentes, as demais curtas; o par dorsal mais longo que metade da largura da face; razão largura/altura do olho 0,72-0,78; razão gena/olho 0,15-0,17; gena clara e recoberta por cerdas; cerda genal longa e proeminente; clipeo grande, ocupando toda a cavidade subcranial e coberto por microtomento da mesma cor da face; palpo maxilar longo e delgado, castanho e com uma fila de cerdas inseridas ventralmente; peças bucais escuras. **Tórax:** Geralmente cinza-escuro ou castanho escuro a negro, microtomentoso; cerda supra-alar pré-sutural presente, cerca de metade do comprimento da cerda supra-alar pós-sutural; duas cerdas anepisternais desenvolvidas, a ventral cerca de duas vezes o comprimento da dorsal; asas hialinas, com as margens anteriores suavemente arqueadas; razão da veia costal 0,59-0,67; razão da veia M 0,70-0,73; extremidade do haltere branca, base castanha. Fêmora e tíbias escuras; tarso anterior escuro, tarsos médio e posterior claros com o tarsômero distal escuro; fêmur médio com 3-4 cerdas em forma de espinho e proeminentes, uma destas cerdas mais longa que as demais, inseridas anteriormente; tibia média com duas cerdas em forma de espinho na extremidade distal; fêmur posterior com uma cerda proeminente na extremidade distal, inserida anteriormente. **Abdômen:** cinza-escuro a castanho-escuro, um pouco brilhante; esternito II subtriangular; tergitos IV e V com cerdas proeminentes inseridas nas margens posteriores; Terminália do macho: epândrio em vista lateral com margens paralelas; longas cerdas inseridas na margem dorsal do epândrio; cercos altos, com $\frac{2}{3}$ da altura do epândrio; surstilo bem desenvolvido, proeminente e coberto por cerdas diminutas, com a projeção posteroventral achatada, bifurcada, extremidade ventral arredondada, extremidade dorsal suavemente afilada; cláspes caliciformes, com pequenas cerdas inseridas, com um processo estiliforme curto e curvado no sentido ventral; processo estiliforme com cerca de $\frac{1}{3}$ do comprimento do cláspes; falapódema subtriangular em vista lateral, com a extremidade anterior mais larga que a posterior; edeago tubular, curto, com uma projeção curta e afilada situada posteriormente; pré-gonito curto e pequeno, com uma bifurcação na extremidade proximal, com duas cerdas inseridas; hipândrio côncavo, com um par de processos orientados posteriormente situados nas margens laterais.

Rhysophora sp. n. 3

Diagnose. Espécimes de *Rhysophora* sp. n. 3 são semelhantes a *R. laffooni*, *Rhysophora* sp. n. 1 e *Rhysophora* sp. n. 2 mas podem ser diferenciada pelas seguintes características: Cabeça mais larga que alta; espécimes geralmente cinza ou castanhos, nunca negros; surstilo desenvolvido mas não proeminente, bifurcado na extremidade com o ramo superior abruptamente arredondado, não afilado. Espécimes diminutos, comprimento do corpo cerca de 2,00 mm.

Descrição: predominantemente castanho-escuro ou cinza escuro a negro, comprimento de 2,00 mm.

Cabeça: razão comprimento/largura da frente 0,42-0,46; frente geralmente negra; triângulo mesofrontal um pouco brilhante com o ângulo anterior arqueado; parafronte densamente microtomentosa entre o triângulo mesofrontal e as placas fronto-orbitais, com um aspecto de veludo negro; placas fronto-orbitais unidas ao triângulo mesofrontal na base posterior do triângulo; cerda vertical interna cerca de 4X mais longa que a cerda vertical externa; cerda vertical externa inserida próxima e posteriormente à cerda vertical interna; cerda ocelar pseudoposterior desenvolvida, suavemente mais longa que a cerda vertical externa, divergente; duas cerdas diminutas proclinadas no interior do triângulo ocelar; três cerdas fronto-orbitais, duas proclinadas, a anterior bem desenvolvida e a posterior muito reduzida e uma reclinada, inserida aproximadamente no mesmo nível transversal que a posterior proclinada; cerda fronto-orbital proclinada anterior com o mesmo comprimento da cerda vertical externa; cerda fronto-orbital reclinada suavemente mais longa que a cerda ocelar; antena escura: flagelômero castanho-escuro a cinza, muito microtomentoso, com o ápice arredondado; comprimento do flagelômero cerca de 1,5 vezes o comprimento do escapo e do pedicelo; pedicelo da mesma cor do corpo, com duas cerdas proeminentes, proclinadas, em forma de espinhos, inseridas dorsalmente e cerca de 10 cerdas ao longo da margem anterior, a cerda mais ventral proeminente; arista com 11-12 ramos inseridos dorsalmente; pequenos ramos inseridos na porção basal da arista; razão largura/altura da face 0,50-0,54; face plana e pouco larga, com a margem ventral suavemente emarginada; 4-5 pares de cerdas faciais, os dois pares dorsais proeminentes, as demais curtas; o par dorsal mais longo que metade da largura da face; razão largura/altura do olho 0,70-0,72; razão gena/olho 0,8; gena clara e recoberta por cerdas; cerda genal longa e proeminente; clipeo grande, ocupando toda a cavidade subcranial e coberto por microtomento da mesma cor da face; palpo maxilar longo e delgado, castanho e com uma fila de cerdas inseridas ventralmente; peças bucais escuras. **Tórax:** Geralmente cinza ou castanho, microtomentoso; cerda supra-alar pré-sutural presente, cerca de metade do comprimento da cerda supra-alar pós-sutural; duas cerdas anepisternais desenvolvidas, a ventral cerca de duas vezes o

comprimento da dorsal; asas hialinas, com as margens anteriores suavemente arqueadas; razão da veia costal 0,73-0,75; razão da veia M 0,73; extremidade do haltere branca, base castanha. Fêmora e tíbias escuras; tarso anterior escuro, tarsos médio e posterior claros com o tarsômero distal escuro; fêmur médio com 3-4 cerdas em forma de espinho e proeminentes, uma destas cerdas mais longa que as demais, inseridas anteriormente; tibia média com duas cerdas em forma de espinho na extremidade distal; fêmur posterior com uma cerda proeminente na extremidade distal, inserida anteriormente. **Abdômen:** cinza-escuro a castanho-escuro, um pouco brilhante; esternito II subtriangular; tergitos IV e V com cerdas proeminentes inseridas nas margens posteriores; Terminália do macho: epândrio em vista lateral com margens paralelas; longas cerdas inseridas na margem dorsal do epândrio; cercos altos, com mais de 2/3 da altura do epândrio; surstilo bem desenvolvido, proeminente e coberto por cerdas diminutas, com a projeção posteroventral achatada e bifurcada, a extremidade ventral arredondada e a extremidade dorsal achatada; cláasper caliciforme, com pequenas cerdas inseridas, com um processo estiliforme longo e curvado no sentido ventral; processo estiliforme com cerca de 2/3 do comprimento do cláasper; falapódema subtriangular em vista lateral, com a extremidade anterior mais larga que a posterior; edeago tubular, curto, com uma projeção curta e afilada situada posteriormente; pré-gonito curto e pequeno, com uma bifurcação na extremidade proximal, com duas cerdas inseridas; hipândrio côncavo, com um par de processos orientados posteriormente situados nas margens laterais.

Rhysophora sp. n. 4

Diagnose. Espécimes de *Rhysophora* sp. n. 4 são semelhantes a *R. ardeoceras*, mas podem ser diferenciadas pelas seguintes características: Esternito IV do macho completamente esclerotizado, sem uma região oval membranosa no centro. Edeago curto, com dois lobos curtos, sem uma extremidade pontiaguda no lobo esquerdo.

Descrição: predominantemente castanho-escuro ou cinza escuro a negro, comprimento de mm.

Cabeça: razão comprimento/largura da frente 0,31-0,45; frente geralmente negra; triângulo mesofrontal um pouco brilhante com o ângulo anterior arqueado; parafronte microtomentosa entre o triângulo mesofrontal e as placas fronto-orbitais, microtomento pouco mais denso que no resto da frente; placas fronto-orbitais unidas ao triângulo mesofrontal na base posterior do triângulo; cerda vertical interna cerca de 4X mais longa que a cerda vertical externa; cerda vertical externa inserida próxima e posteriormente à cerda vertical interna; cerda ocelar pseudoposterior desenvolvida, suavemente mais curta que a cerda vertical externa, divergente; duas cerdas diminutas proclinadas

no interior do triângulo ocelar; três cerdas fronto-orbitais, duas proclinadas, a anterior bem desenvolvida e a posterior muito reduzida e uma reclinada, inserida aproximadamente no mesmo nível transversal que a posterior proclinada; cerda fronto-orbital proclinada anterior aproximadamente do mesmo comprimento da cerda vertical externa; cerda fronto-orbital reclinada longa, comprimento cerca de $2/3$ o comprimento da cerda vertical interna; antena escura: flagelômero alaranjado, claro na base e escuro na extremidade, muito microtomentoso, com o ápice afilado; comprimento do flagelômero cerca de duas vezes o comprimento do escapo e do pedicelo; pedicelo da mesma cor do corpo, com duas cerdas proeminentes, proclinadas, em forma de espinhos, inseridas dorsalmente; a cerda anterior com duas vezes o comprimento da posterior; cerca de 10 cerdas ao longo da margem anterior, a cerda mais ventral proeminente; arista com 13-16 ramos inseridos dorsalmente; pequenos ramos inseridos na porção basal da arista; razão largura/altura da face 0,56-0,61; face larga, região central da face suavemente mais proeminente que a região inferior em vista lateral; margem ventral da face suavemente emarginada; 3-4 pares de cerdas faciais, os dois pares dorsais proeminentes, as demais curtas; o par dorsal mais longo que metade da largura da face e inserido próximo à metade da face, as demais cerdas inseridas próximas à base; razão largura/altura do olho 0,7; razão gena/olho 0,1; gena recoberta por cerdas; cerda genal longa e proeminente; clipeo grande, ocupando toda a cavidade subcranial e coberto por microtomento da mesma cor da face; palpo maxilar longo e delgado, castanho e com uma fila de cerdas inseridas ventralmente; peças bucais escuras.

Tórax: cinza-escuro ou castanho escuro a negro, microtomentoso, um pouco brilhante; cerda supra-alar pré-sutural presente, pouco mais longa que metade do comprimento da cerda supra-alar pós-sutural; duas cerdas anepisternais desenvolvidas, a ventral cerca de três vezes o comprimento da dorsal; asas hialinas, com as margens anteriores suavemente arqueadas; razão da veia costal 0,59-0,67; razão da veia M 0,70-0,73; extremidade do haltere branca, base castanha; pernas escuras, tarsos claros; tarsômeros distais escuros; fêmur médio com 3-4 cerdas em forma de espinho e proeminentes, uma destas cerdas mais longa que as demais, inseridas anteriormente; tibia média com uma cerda em forma de espinho na extremidade distal; fêmur posterior com uma cerda proeminente na extremidade distal, inserida anteriormente.

Abdômen: cinza-escuro a castanho-escuro, um pouco brilhante; tergitos IV e V com cerdas proeminentes inseridas nas margens posteriores; Esternito IV do macho completamente esclerotinado, sem uma região oval membranosa no centro. Terminália do macho: epândrio em vista lateral com as margens paralelas; cercos pequenos, altura cerca de metade da altura da cavidade do cerco, inseridos dorsalmente; região suavemente esclerotinizada, subtriangular, situado embaixo de cada cerco e ligada à eles; surstilo muito reduzido, horizontal, estreito, situado

ventralmente em relação ao cerco e a região esclerotinizada; clássper bem desenvolvido, com uma forma de placa achatada, amassada; margem anterior coberta por pequenas cerdas, margem posterior com uma série de cerdas robustas, em forma de espinho, distribuídas em uma fila vertical; com uma pequena projeção perpendicular inserida na face interna; pré-gonito como uma placa, longa e estreita, com uma cerda inserida anteriormente; falapódema subtriangular e alongado em vista lateral, com a porção posterior mais larga que a anterior; edeago tubular, curto, com um corte localizado antero-ventralmente, dividindo-o em dois lobos; margem posterior dorsal com pequenas projeções laterais, margem ventral estreita com uma projeção orientada posteriormente; hipândrio côncavo, tão longo quanto largo, com duas carenas dorsais.

APÊNDICE 4: MATERIAL EXAMINADO

Discomyza maculipennis (Wiedemann), 1824

“SRI LANKA:Kan.Dist. / Udawattakele Forest / Preserve 21Abr. 1980 | Collectors: W. N. Mathis / T. Wijesinhe / L. Jayawickrema” (1♂; USNM); “SRI LANKA:Col.Dist. / Colombo 18 Apr 1980 / Wayne N. Mathis” (1♂; USNM).

Guttiphilopa (Nesopsilopa) stonei (Mathis & Wirth), 1977

“DOM. REP. Pedernales: / AlcoaRoad, (39.3km N / Cabo Rojo) 18°09.5’N / 71°33.3W, 1450 m, 20 / Mar 1999, W. N. Mathis” (1♂; USNM).

Helaeomyia petrolei (Coquillett), 1899

“8064/ ??? Sept 20·98” (1♂; USNM).

Mimapsilopa mathisi Lizarralde de Grosso, 1982

“Brasilien / Nova Teutônia / 27°11’ B. 52°23’ L / 300 500 m / VI 1970 – X 1967/ Fritz Plaumann” (2♂, 1♀; MZUSP).

Paratissa neotropica Mathis, 1993

“ANGUILLA: Blowing Point / 18°10’30”N, 63°05’50”W / 29 March 1992 / collrs. W. E. Steiner & / J. M. Swearingen” (2♂; USNM).

Rhysophora ardeoceras Mathis, 1977

“COSTA RICA: / Guanacaste Prov. / 14 km NE Tilarán / 05 June 1973 | Erwin & Hevel / Central America / Expedition, 1973 | PARATYPE *Rhysophora ardeoceras* Mathis” (1♂, USNM); “GUYANA. Georgetown / 6° 48.6’ N, 58° 08.6’ W / 20-29 august 1997 / Wayne N. Mathis” (1♂, 1♀; USNM);

Rhysophora griseola Rao & Mathis, 1995

“BOLIVIA. La Paz: / Mapiri (Rio Mapiri; 15° / 17.8’S, 68° 15.6’W; / 750m), 16 mar 2001 / Wayne N. Mathys” (1♂, USNM); “BOLIVIA. La Paz: / Mapiri (Rio Mapiri; 15° / 18.6’S, 68° 13’W; / 720m), 17 mar 2001 / Wayne N. Mathys” (1♂; USNM).

Rhizophora laffooni Deonier, 1998

“FL: Broward Co: / USDA Aquatic Weed Lab. / VI-26-1995 / D L Deonier / Lab Cult | PARATYPE / *Rhizophora laffooni* Deonier, n. sp. / Det. D. L. Deonier 1995” (1♂, USNM); “FL, Glades Co: / Fisheating Cr. at / US Highway 27 / VI-30-1995 / D L Deonier / On *Pistia* | PARATYPE / *Rhizophora laffooni* Deonier, n. sp. / Det. D. L. Deonier 1995” (1♂; USNM).

Rhizophora robusta Cresson, 1924

“Bluff Cr., Vancleve / Jackson Co., MISS / VI-18-1962 / D. L. Deonier | Taken on / *Pontederia cordata*” (2♂; USNM).

Rhizophora sp. n. 1

“BRAZIL. Paraná: / Matinhos, (N., 25° / 47.4'S, 48°31.6'W; / 1 m), 30 Jan 2010 / D. and W. N. Mathis” (16♂, 5♀; DZUP); “MANAUS, AM, Brasil. / Várzea do Rio Solimões / (S 13°12'44.9" W 59°56'31.1" / 31m) 14/VII/2011 | D. Negoseki R. C. col.” (2♂, 1♀; INPA, DZUP).

Rhizophora sp. n. 2

“BRAZIL. Paraná: / Parque Iguazu (25°33.4'S, 49°13.6'W; / 880 m), 16-26 Jan 2010 / D. & W. N. Mathis” (33♂; DZUP); Idem, 19/I/2010, 29/V/2012 / D. Negoseki R. C. col. (24♂, 26♀; DZUP).

Rhizophora sp. n. 3

“GUYANA. Georgetown / 6° 48.6' N, 58° 08.6' W / 20-29 august 1997 / Wayne N. Mathis” (X♂, X♀; USNM); “GUYANA. Karanambo / Mo Bay (3° 43.7'S / 59° 18.7'W; 85 m) / 4 december 2010/ Wayne N. Mathis” (4♂, 4♀; USNM); “GUYANA. Karanambo / RupununiRiv. (3° 44.9'S / 59° 17.7'W; 85 m; Buffalo / Pool) 2 Dec 2010/ Wayne N. Mathis” (X♂, 3♀; USNM).

Rhizophora sp. n. 4

“GUYANA. Georgetown / 6° 48.6' N, 58° 08.6' W / 20-29 august 1997 / Wayne N. Mathis” (1♂; USNM); “POCONÉ, MT, Brasil. / (16° 36' 5.74"S, 56°43'42"W, ??? m) / 16/VII/2012 / Savaris, M. col.” (6♂, 11♀; DZUP).