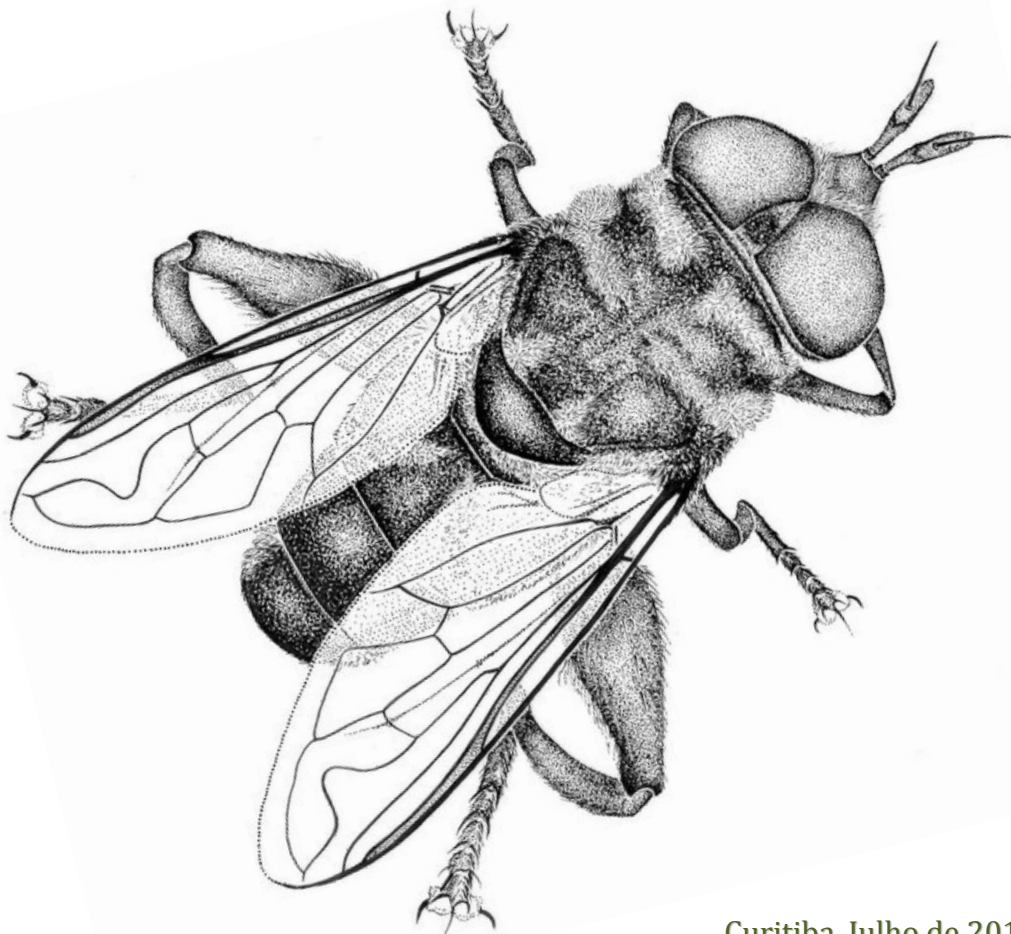


# Filogenia da Tribo Eristalini (Diptera, Syrphidae, Eristalinae) inferida por caracteres morfológicos.

Mírian Nunes Morales



Curitiba, Julho de 2011

MÍRIAN NUNES MORALES

**FILOGENIA DA TRIBO ERISTALINI (DIPTERA, SYRPHIDAE, ERISTALINAE)  
INFERIDA POR CARACTERES MORFOLÓGICOS**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências.

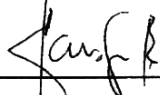
Orientadora: Dr<sup>a</sup> Luciane Marinoni.

CURITIBA, JULHO DE 2011.

MIRIAN NUNES MORALES

**"FILOGENIA DA TRIBO ERISTALINI (DIPTERA, SYRPHIDAE, ERISTALINAE)  
INFERIDA POR CARACTERES MORFOLÓGICOS"**

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



---

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



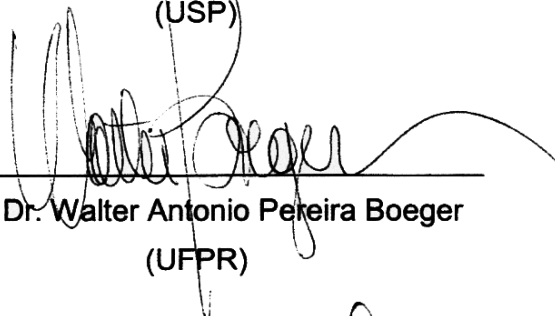
---

Profa. Dra. Márcia Souto Couri  
(UFRJ)



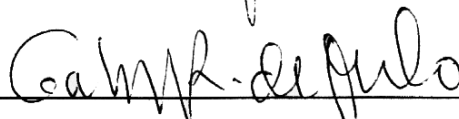
---

Prof. Dr. Eduardo Andrade Botelho de Almeida  
(USP)



---

Prof. Dr. Walter Antonio Pereira Boeger  
(UFPR)



---

Prof. Dr. Gabriel Augusto Rodrigues de Melo  
(UFPR)

Curitiba, 19 de julho de 2011.

*“Without taxonomy to give shape to the bricks, and systematics to tell us how to put them together, the house of biological science is a meaningless jumble.”*

*(Robert McCredie May)*

*“I am almost convinced (quite contrary to opinion I started with) that species are not (it is like confessing a murder) immutable.” (Charles Darwin)*

## AGRADECIMENTOS

*Agradecer é admitir que existiram momentos em que se precisou de alguém, é reconhecer que o homem jamais poderá lograr para si o dom de ser auto-suficiente. Ninguém ou coisa alguma cresce sozinho. Sempre é preciso um olhar de apoio, uma palavra de incentivo, um gesto de compreensão e uma atitude de amor para prosseguir uma jornada superando-se obstáculos. A todas as pessoas que de diferentes formas colaboraram para a realização deste trabalho, expresse minha profunda gratidão e respeito.*

Ao meu marido Marcel Gustavo, por fazer parte da minha vida, pelo amor e tudo aquilo que possa estar contido nesta palavra. Por sempre ser companheiro em todos os nossos anos acadêmicos (desde sempre ‘entomológicos’) e pela compreensão nos momentos de cansaço desse caminho. AMO-TE muito!

Aos meus queridos pais, Adelaide e Moslei, por sempre apoiarem minhas decisões, por compreenderem que a distância se fez necessária para meu crescimento profissional; às minhas irmãs Verônica e Débora por pelo carinho e por se orgulharem junto comigo daquilo que eu conquistei. A minha família toda pelo amor! Aos meus sogros por sempre serem tão carinhosos.

À professora Luciane Marinoni pela orientação, confiança, dedicação, compreensão e principalmente pela amizade. Pela disponibilidade de infra-estrutura, pelo agradável ambiente de trabalho, por incentivar e oportunizar atividades as quais foram essenciais para meu crescimento profissional. Agradeço igualmente a Sionei R. Bonatto, pelo apoio e amizade dispensados inclusive fora de nosso convívio profissional.

Aos professores do programa, em especial a Cláudio de Carvalho pelas frequentes discussões ‘dipterológicas’, a Gabriel A. R. Melo pelos ‘auxílios filogenéticos’ e a Rodney R. Cavichioli pela amizade inclusive fora do convívio acadêmico.

Ao Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, pela infra-estrutura e oportunidade de realização do presente estudo.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de doutorado sob processo número 141965/2007-0.

A Christian Thompson e Wayne Mathis (*Smithsonian Institution*) pelo incentivo, auxílio e suporte financeiro em diversas etapas deste estudo, incluindo a este *Samuel Wendell Williston Diptera Research Foundation*.

A Gunilla Ståhls (*Finnish Museum of Natural History*) pelas constantes discussões, auxílio bibliográfico e pela troca de informação não publicada.

Ao Taxonline - Rede Paranaense de Coleções Biológicas e ao técnico Vitor Nardino pelas imagens geradas com o software Automontage.

Muito obrigada aos que por diversas vezes gentilmente enviaram bibliografia necessária a este estudo: Heikki Hippa (*Swedish Museum of Natural History*) e Ximo Mengual (*Smithsonian Institution*). Aos curadores das coleções citados na seção ‘Material e Métodos’ que permitiram empréstimo de material entomológico, o qual foi valioso para o desenvolvimento deste estudo.

Aos membros da banca examinadora, muito obrigada pela atenção e tempo dispensados para o enriquecimento deste trabalho.

Aos grandes amigos: Andri, Amanda, Dani, Paschoal, Lica, Fred, Laércio e Léo. E as demais queridas amigas conquistadas durante os 6 anos de UFPR: Claudivã, Aline, Tonico, Pepê, Daniel, Leivas, Kleber, Mariana, Jana, Rodrigo, Nuno, Elaine, Fernando e Eduardo. E aos amigos de longa data do RS: Ricardo, Triba, Ciça, Mau Mau, Pri, Celli, Bety, Karlinha e Cris.

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	<b>iii</b>
<b>SUMÁRIO</b> .....	<b>iv</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	<b>v</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	<b>vi</b>
<b>RESUMO</b> .....	<b>ix</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>x</b>
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>1</b>
A família Syrphidae .....	1
Subfamília Eristalinae .....	4
Tribo Eristalini .....	4
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>8</b>
Amostragem taxonômica .....	8
Estudo morfológico .....	13
Identificação e terminologia .....	14
Delineamento e codificação dos caracteres e estados de caracteres .....	14
Análise de parcimônia .....	15
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>17</b>
Listagem dos caracteres e estados de caracteres .....	17
Cabeça .....	17
Tórax .....	20
Pernas .....	24
Asa .....	25
Abdômen .....	27
Genitália do Macho .....	28
Análise de parcimônia .....	52
Hipótese filogenética para Eristalini <i>sensu lato</i> .....	56
<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>64</b>
Clado Sericomyiina .....	64
Clado Eristalini s.s. ....	65
<i>Keda</i> Curran e <i>Dissoptera</i> Edwards .....	66
<i>Eristalis</i> Latreille .....	67
<i>Axona</i> Walker e <i>Solenaspis</i> Osten-Sacken .....	68
<i>Myathropa</i> Rondani .....	68
<i>Kertesziomyia</i> Shiraki e <i>Eristalinus</i> Rondani .....	68
<i>Mesembrius</i> Rondani .....	69
<i>Austalis</i> Thompson .....	70
<i>Simoides</i> Loew, <i>Phytomia</i> Guérin-Méneville e <i>Palpada</i> Macquart .....	70
<i>Quichuana</i> Knab .....	71
<i>Austrophilus</i> Thompson, <i>Habromyia</i> Williston e <i>Mallota</i> Meigen .....	72
<i>Senaspis</i> Macquart, <i>Meromacroides</i> Curran e <i>Meromacrus</i> Rondani .....	72
<i>Helophilus</i> Meigen .....	73
<i>Obmyia</i> Thompson, <i>Dolichogyna</i> Macquart, <i>Lejops</i> Rondani e <i>Parbelophilus</i> Girschner .....	74
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>76</b>
<b>SUMÁRIO DA CLASSIFICAÇÃO PROPOSTA</b> .....	<b>78</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>81</b>

## LISTA DE TABELAS

TABELA I. Principais classificações propostas para as subfamílias e tribos de Syrphidae. ....	6
TABELA II. Listagem dos gêneros de Eristalini organizados por subtribos (classificação tradicional), com indicação do número de espécies descritas, espécie-tipo e distribuição geográfica .....	7
TABELA III. Listagem dos gêneros e espécies utilizados na análise cladística, com sua respectiva distribuição geográfica. [ * indica a espécie-tipo]. ....	9
TABELA IV. Matriz dos estados dos caracteres. (-) estado inaplicável; (?) caráter não observado.....	44
TABELA V. Resumo das buscas por cladogramas igualmente parcimoniosos com os dois diferentes esquemas de pesagem aplicados aos caracteres. ....	52
TABELA VI. Clados conservados nas topologias obtidas com pesagem implícita sob diferentes valores do $k$ . Os valores do $k$ conectados pela letra “e” resultaram na mesma topologia. ....	53

## LISTA DE FIGURAS

FIGURAS 1–9. Cabeça, vista anterior: (1) *Dolichogyna chiliensis*, macho; (2) *Eristalinus multifarius*, fêmea; (3) *Habromyia chrysotaenia*, macho; (4) *Meromacrus auriferus*, fêmea; (5) *Parbelophilus frutetorum*, macho; (6) *Phytomia crassa*, macho; (7) *Sericomyia bombiformis*, macho; (8) *Simoides crassipes*, macho; (9) *Copestylum spinithorax*, macho. Escala: 1 mm ..... 30

FIGURAS 10–12. Antena, vista lateral: (10) *Merodon equestris*; (11) *Kertesziomyia violascens*; (12) *Callicera aenea*. Escala: 0,5 mm ..... 31

FIGURAS 13–25. Cabeça, vista lateral: (13) *Austalis pulchella*, macho; (14) *Axona chalcopyga*, macho; (15) *Criorhina asilica*, macho; (16) *Dissoptera heterothrix*, fêmea; (17) *Helophilus trivittatus*, macho; (18) *Keda conclusa*, fêmea; (19) *Lycastriirhyncha nitens*, macho; (20) *Merodon equestris*, macho; (21) *Mesembrius madagascariensis*, macho; (22) *Orthoprosopa grisea*, macho; (23) *Phytomia crassa*, macho; (24) *Sericomyia bombiformis*, macho; (25) *Simoides crassipes*, macho. Escala: 1 mm ..... 32

FIGURAS 26–31. Cabeça, vista dorsal: (26) *Axona chalcopyga*, macho; (27) *Criorhina asilica*, macho; (28) *Dolichogyna chiliensis*, macho; (29) *Helophilus trivittatus*, macho; (30) *Sericomyia bombiformis*, macho; (31) *Simoides crassipes*, macho. Escala: 1 mm ..... 33

FIGURAS 32–37. Cabeça, vista posterior: (32) *Digulia kocki*, fêmea; (33) *Meromacrus nectarinoides*, macho; (34) *Palpada doris*, macho; (35) *Simoides crassipes*, macho; (36) *Sericomyia bombiformis*, macho; (37) *Phytomia chrysopyga*, macho. bdv: bulbo dorsoventral; bsc: bulbo supracervical; lam: lamela. Escala: 1 mm ..... 33

FIGURA 38. Esquema dos escleritos torácicos anteriores. Atpn: anteptronoto; Bprt: basisterno pró-torácico; Cx I: procoxa; Ecl: esclerito cervical lateral; Ecp: esclerito cervical posterior; Eprt: espiráculo protorácico. Mcrv: membrana cervical; Pprn: pós-pronoto; Ppst: pró-episterno. As partes pontuadas são regiões membranosas ..... 34

FIGURA 39. Esquema dos escleritos torácicos, vista lateral. Aepm I: anepímero anterior; Aepm II: anepímero dorsomedial; Aepm III: anepímero posterior; Amp: ampula; Apst I: anepisteno anterior; Apst II: anepisterno posterior; Ateg: anatergo; Cpal: calo pós-alar; Cteg: catatergo; Ctepm: catepímero; Ctpst: catepisterno; Cx I: procoxa; Cx II: mesocoxa; Cx III: metacoxa; Esc: escutelo; Memp: metaepímero; Mero: mero; Mpst: metaepisterno; Mts: metasterno; Npl: notopleura; Ppmp: proepímero; Ppal: parede pós-alar; Pprn: pós-pronoto; st I: esterno I; tg I: tergo I. As partes pontuadas são regiões membranosas ..... 34

FIGURAS 40–54. Escleritos torácicos anteriores. (40) *Austalis resoluta*; (41) *Copestylum spinithorax*; (42) *Kertesziomyia conducta*; (43) *Lejops cooleyi*; (44) *Lejops vittatus*; (45) *Lycastriirhyncha nitens*; (46) *Meromacrus auriferus*; (47) *Mesembrius peregrinus*; (48) *Palpada doris*; (49) *Palpada vinetorum*; (50) *Pararctophila oberthuri*; (51) *Phytomia chrysopyga*; (52) *Phytomia errans*; (53) *Sericomyia superbiens*; (54) *Simoides crassipes*. Escala: 1 mm ..... 35

FIGURAS 55–60. Escleritos torácicos anteriores. Forma da margem anterodorsal do Anteptronoto, vista lateral: (55) simples, *Lycastriirhyncha nitens*; (56) com uma proeminência curvada, *Mesembrius capensis*; (57) com duas proeminências curvadas, *Phytomia errans*; (58) simples, *Sericomyia superbiens*. Distância entre a margem anterodorsal do anteptronoto e o escuto, vista dorsal: (59) tão longo quanto o comprimento da dobra da margem anterodorsal, *Sericomyia superbiens*; (60) mais longo que o comprimento da dobra da margem anterodorsal, *Orthoprosopa grisea*. Escala: 1 mm ..... 36

FIGURA 61. Perna posterior, vista anterior. *Palpada doris*, macho. acc: conjunto circular de cerdas; mce: macrocerdas espiniformes; qil: quilha. Escala: 1 mm ..... 36

- FIGURAS 62–72. Estrutura das cerdas torácicas. Simples: (62) *Habromyia chrysotaenia*; (63) *Mesembrius peregrinus*. Ramificada: (64) *Eristalis tenax*. Irregular: (65) *Austalis pulchella*; (66) *Dolichogyna chiliensis*; (67) *Sericomyia bombiformis*. Plumosa: (68) *Habromyia chrysotaenia*; (69) *Habromyia lipoflava*; (70) *Lejops barbiellinii*. Espiralada: (71) *Meromacrus ghilianii*; (72) *Meromacrus auriferus*. Escala: 50  $\mu\text{m}$ ..... 37
- FIGURAS 73–81. (73) padrão de manchas no tórax, *Austalis muscoides*; (74) escutelo com sulco medial, *Axona chalcopyga*; (75) detalhe do tórax, vista dorsal, *Copestylum spinithorax*; (76) detalhe do tórax, vista lateral, *Habromyia coeruleithorax*; (77) detalhe do tórax, vista dorsal, *Meromacrus cinctus*; (78) detalhe do escuto, *Senaspis haemorrhoea*; (79) escutelo com depressão marginal, *Senaspis haemorrhoea*. Lobo ventral da calíptra: (80) com cerdas dorsais reduzidas, *Senaspis haemorrhoea*; (81) com cerdas dorsais longas, *Callicera aenea*..... 38
- FIGURAS 82–84. Desenvolvimento do metasterno, vista lateral: (82) bem desenvolvido, *Senaspis apophysata*; (83) intermediário, *Sericomyia chalcopyga*; (84) subdesenvolvido, *Copestylum spinithorax*. Escala: 1 mm..... 38
- FIGURAS 85–90. Aspectos gerais. Vista lateral: (85) *Callicera aenea*, fêmea; (86) *Habromyia chrysotaenia*, macho; (87) *Sericomyia bombiformis*, macho. Vista dorsal: (88) *Dissoptera heterothrix*, fêmea; (89) *Lejops chrysostomus*, macho; (90) *Mesembrius madagascariensis*, macho. Escala 1 mm..... 39
- FIGURA 91. Veias e células de uma asa. *Senaspis apophysata*..... 39
- FIGURAS 92–101. Asa. Vista dorsal: (92) *Callicera aenea*; (93) *Copestylum spinithorax*; (94) *Criorhina asilica*; (95) *Merodon equestris*; (96) *Orthoprosopa grisea*; (97) *Axona chalcopyga*; (98) *Eristalis tenax*; (99) *Palpada furcata*; (100) *Pyritis kincaidii*; (101) *Quichuana pogonosa*..... 40
- FIGURAS 102–107. (102) metabasitarso, superfície ventrobasal com tufo de cerdas, *Mesembrius capensis*. Esterno VIII, tamanho: (103) mediano, *Simoides crassipes*; (104) alargado, *Meromacrus cinctus*; (105) acentuadamente desenvolvido, *Mesembrius (Vadonimyia) discophorus*. Detalhe do abdômen: (106) *Syrphus ribesii*; (107) *Xylota sylvarum*. Escala 1 mm..... 41
- FIGURAS 108–109. Esterno IV, margem posterior entalhada: (108) *Merodon equestris*; (109) *Mesembrius capensis*. Escala 1 mm..... 41
- FIGURAS 110–118. Epândrio e cercos, vista lateral: (110) *Myathropa florea*; (111) *Parbelophilus frutetorum*. Epândrio, cercos e surstilos, vista ventral: (112) *Sericomyia chalcopyga*. Edeago: (113) *Dolichogyna chiliensis*. Epândrio, cercos, surstilos e hipândrio, vista lateral: (114) *Dolichogyna chiliensis*. Saco espermático e apódema ejaculatório: (115) *Helophilus campbelicus*; (116) *Mallota cimbiciformis*; (117) *Senaspis apophysata*; (118) *Orthoprosopa grisea*. apst: apódema surstilar. Escala 0,5 mm..... 42
- FIGURAS 119–122. Edeago e estruturas associadas: (119) *Sericomyia chalcopyga*; (120) *Meromacrus auriferus*; (121) *Eristalis bogotensis*; (122) *Parbelophilus frutetorum*; laed: lobo do edeago; prej: processo ejaculatório. Escala 0,5 mm..... 43
- FIGURA 123. Relações filogenéticas em Eristalini. Cladograma de consenso estrito dos 12 cladogramas igualmente parcimoniosos obtidos sob pesagem igual dos caracteres (1233 passos; Ci = 14; Ri = 66). Os números abaixo dos ramos indicam o valor do suporte de Bremer absoluto..... 54
- FIGURA 124. Relações filogenéticas em Eristalini. Cladograma de consenso estrito dos dois cladogramas igualmente parcimoniosos obtidos sob pesagem implícita dos caracteres,  $k = 6$  (1272 passos; Ci = 14; Ri = 65). Os números abaixo dos ramos indicam o valor do suporte de Bremer relativo (expressos em porcentagem)..... 55

FIGURA 125. Parte do cladograma de consenso estrito sob pesagem implícita dos caracteres ( $k = 6$ ). Relacionamento de *Sericomyiina* com os demais táxons e suas ralações internas. A marca verde no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, círculos vazados representam transformações múltiplas ..... 56

FIGURA 126. Parte do cladograma de consenso estrito sob pesagem implícita dos caracteres ( $k = 6$ ). Eristalini s.s.: relacionamento entre os gêneros *Keda* Curran, *Dissoptera* Edwards, *Digulia* Meijere, *Chasmomma* Bezzi, *Eristalis* Latreille, *Axona* Walker, *Solenaspis* Osten-Sacken, *Myathropa* Rondani. A marca verde no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, círculos vazados representam transformações múltiplas ..... 57

FIGURA 127. Parte do cladograma de consenso estrito sob pesagem implícita dos caracteres ( $k = 6$ ). Eristalini s.s.: relacionamento entre os gêneros *Kertesziomyia* Shiraki, *Eristalinus* Rondani, *Mesembrius* Rondani, *Austalis* Thompson, *Simoides* Loew, *Phytomia* Guérin-Méneville, *Palpada* Macquart e *Lycastribryncha* Bigot. A marca verde no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, círculos vazados representam transformações múltiplas ..... 60

FIGURA 128. Parte do cladograma de consenso estrito sob pesagem implícita dos caracteres ( $k = 6$ ). Eristalini s.s.: relacionamento entre os gêneros *Quichuana* Knab, *Mallota* Meigen, *Habromyia* Williston, *Senaspis* Macquart, *Meromacroides* Curran, *Meromacrus* Rondani, *Lejops* Rondani, *Helophilus* Meigen, *Obmyia* Thompson, *Dolichogyna* Macquart e *Parbelophilus* Girschner. A marca verde no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, círculos vazados representam transformações múltiplas ..... 62

FIGURA 129. Cladograma resumindo as relações filogenéticas entre os táxons da tribo Eristalini e sua respectiva distribuição geográfica. (NT: Neotropical. NE: Neártica. PA: Paleártica. AF: Afrotropical. OR: Oriental. AU: Australásia). \* Gênero introduzido na região indicada..... 79

FIGURA 130. Cladograma resumindo as relações filogenéticas entre os táxons da tribo Sericomiyini e sua respectiva distribuição geográfica. (NE: Neártica. PA: Paleártica. OR: Oriental)..... 80

## RESUMO

A tribo Eristalini é cosmopolita e compreende 821 espécies descritas, distribuídas em 32 gêneros. De acordo com a classificação mais recente, Eristalini está dividida em três subtribos: Eristaliina, Helophiliina e Sericomyiina. Com o intuito de investigar as relações filogenéticas entre os táxons alocados em Eristalini (s.l.) e testar a monofilia da tribo, foram realizadas análises cladísticas sob parcimônia, com base na morfologia de indivíduos adultos. Foram incluídas espécies representantes dos 32 gêneros atualmente reconhecidos para Eristalini, bem como espécies adicionais de outras tribos de Syrphidae. Foram realizadas análises com pesagem igual e pesagem implícita dos caracteres, sendo o segundo esquema preferido em relação ao primeiro. Uma nova proposta de classificação para Eristalini congruente com a hipótese filogenética é apresentada. Os resultados das análises demonstraram que Eristalini, no sentido atual, não é um grupo monofilético, uma vez que as espécies de Sericomyiina não formaram um grupo com as espécies das subtribos Eristaliina e Helophiliina. A classificação em subtribos também não é suportada. Sericomyiina formou um grupo monofilético e é elevada a status de tribo, Sericomiyini (Eristalinae), sendo a assimetria dos surstilos do macho a sinapomorfia para as espécies deste grupo. As espécies anteriormente alocadas nas subtribos Eristaliina e Helophiliina formaram um grupo monofilético, reconhecido no presente estudo como Eristalini *sensu stricto*. Esta tribo é suportada pela superfície anterobasal do fêmur com conjunto circular de cerdas espiniformes e veia A<sub>1</sub> conspicuamente curvada ventralmente. Porém, este último caráter é variável dentro do grupo. A maioria dos gêneros estudados apresentou-se como grupo monofilético, exceto *Sericomyia*, *Kertesziomyia*, *Mallota*, *Habromyia* e *Lejops*. Os gêneros *Eristalis* e *Eristalinus* não tiveram sua classificação em subgêneros suportada e *Lycastirrhyncha* é sinônimo júnior de *Palpada*. Três subgêneros foram elevados a status de gênero: *Condidea* (previamente incluído em *Sericomyia*), *Paramesembrius* (previamente incluído em *Kertesziomyia*) e *Vadonimyia* (previamente incluído em *Mesembrius*). As espécies *Habromyia chrysotaenia* e *H. lipoflava* não estão estreitamente relacionadas à espécie-tipo do gênero. Não foi possível incluir a espécie-tipo de *Mallota* neste estudo, mas as espécies examinadas demonstraram claramente que este gênero é polifilético. O presente estudo representa o tratamento filogenético mais completo já dispensado às espécies de Eristalini e os resultados aqui obtidos são um grande passo para o melhor entendimento da evolução do grupo e para uma classificação estável para a tribo.

**Palavras-chave:** análise cladística, morfologia, moscas-das-flores, sistemática.

## ABSTRACT

Eristalini is a cosmopolitan tribe, and contains 821 described species and 32 genera. According to the most recent classification, Eristalini comprises three subtribes: Eristaliina, Helophiliina and Sericomyiina. Cladistic analyses under parsimony were carried out to investigate the phylogenetic relationships among the taxa placed within Eristalini and to test the monophyly of the tribe, using morphological data of adult specimens. Terminals representing all 32 currently recognized genera of Eristalini were sampled, as well as additional species belonging to other syrphid tribes. Analyses using equal weighting and implied weighting of the characters were performed, with the second scheme being preferred. A re-classification of the Eristalini congruent with the phylogenetic results is presented. The results of the analyses showed that Eristalini, in the current sense, is not a monophyletic group since the Sericomyiina species did not form a group together Eristaliina and Helophiliina species. The subtribal classification is not supported. Sericomyiina is monophyletic and is raised to tribal level, the Sericomyiini (Eristalinae), with the asymmetry of the surstylus being synapomorphic for the species within this group. All species previously placed in Eristaliina and Helophiliina formed a monophyletic group treated herein as Eristalini *sensu stricto*. This tribe is supported by the anterobasal surface of the hind femur with setal patch and vein  $A_1$  conspicuously curved ventrally. However, the last character is variable within the group. Most genera included in the analyses were recovered as monophyletic, except *Sericomyia*, *Kertesziomyia*, *Mallota*, *Habromyia* and *Lejops*. The subgeneric classification of the genera *Eristalis* and *Eristalinus* were not supported, and *Lycastriirhyncha* is synonymized under *Palpada*. Three subgenera are raised to genus level: *Condidea* (previously included in *Sericomyia*), *Paramesembrius* (previously included in *Kertesziomyia*) and *Vadonimyia* (previously included in *Mesembrius*). The species *Habromyia chrysotaenia* and *H. lipoflava* are not close related to the type-species of the genus. The type-species of *Mallota* was not included in this study, but the results showed that this genus is clearly polyphyletic. This study represents the most comprehensive study using cladistic tools to investigate the phylogenetic relationships within Eristalini and a major advance towards a better understanding of the evolution of the group and a stable classification for the tribe.

**Key-words:** cladistic analysis, flower flies, morphology, systematics.

## INTRODUÇÃO

Com aproximadamente 150.000 espécies descritas (Thompson 2005), Diptera representa 10-15% das espécies animais conhecidas (Yeates *et al.* 2007).

Intensos debates, sob o ponto de vista da cladística, têm ocorrido sobre a validade dos grandes e tradicionais agrupamentos em Diptera, como subordens e infraordens (*e.g.* Hackman & Väisänen 1982; Michelsen 1996; Friedrich & Tautz 1997; Yeates & Wiegmann 1999; Yeates 2002; Wiegmann *et al.* 2003; Grimaldi & Engel 2005; Bertone *et al.* 2008).

Recentemente Wiegmann *et al.* (2011) realizaram um estudo filogenético baseado em caracteres moleculares e morfológicos, incluindo 149 das 157 famílias de Diptera reconhecidas e demonstraram que nos 260 milhões de anos (Ma) de sua história evolutiva, Diptera passou por três episódios de radiação rápida [Diptera 'basal' (220 Ma), Brachycera 'basal' (180 Ma) e Schizophora (65 Ma)] e numerosas origens independentes ao comportamento hematófago, fitofagia, endoparasitismo larval, ectoparasitismo e perda de asas funcionais. De acordo com o relacionamento filogenético proposto naquele estudo, a família alvo desta tese, Syrphidae, é um grupo monofilético incluído nos grandes agrupamentos Cyclorrhapha, Eremoneura, Brachycera e Neodiptera.

A família Syrphidae foi, por muito tempo, considerada como grupo-irmão de Pipunculidae (*e.g.* Griffiths 1972; McAlpine 1989; Cumming *et al.* 1995; Rotheray & Gilbert 2008), mas a hipótese mais recente indica Syrphidae como grupo-irmão de Picunculidae + Schizophora (Wiegmann *et al.* 2011).

### *A família Syrphidae*

A maioria dos fósseis de Syrphidae data da Era Cenozoica (Eoceno, Oligoceno e Mioceno) (Evenhuis 1994), mas Kovalev (1979) registrou um indício do que poderia ser o mais antigo exemplar da família encontrado em resinas do Cretáceo proveniente da Sibéria (Taimyir). Segundo os resultados de Wiegmann *et al.* (2011), Syrphidae teria divergido da linhagem de Pipunculidae + Schizophora há cerca de 100 Ma.

Com aproximadamente 6.000 espécies recentes descritas, Syrphidae é uma das famílias de Diptera com maior riqueza de espécies e biologicamente diversa (Thompson 2005). São reconhecidos 202 gêneros, dos quais 60 ocorrem na Região Neotropical (Thompson *et al.* 2010).

Os sirfídeos são comumente denominados como moscas-das-flores e facilmente identificados pelas extensas células  $r$ ,  $bm$  e  $cup$ , pela célula  $r_{4+5}$  peciolada e pela longa veia espúria

entre os setores radial e medial. Embora a presença da veia espúria seja um caráter diagnóstico bastante útil, a esclerotização da mesma não ocorre em todas as espécies (Thompson *et al.* 2010), podendo ser visualizada como uma dobra na lâmina alar (*e.g.* nas espécies de *Copestylum* Macquart, 1846; *Ornidia* Lepeletier & Serville, 1828; em algumas de *Eristalinus* Rondani, 1845).

O comprimento dos adultos varia entre 4 mm e 25 mm. Essas moscas possuem coloração geralmente preta e amarela, apenas preta ou acinzentada e com diferenciados padrões de máculas no tórax e abdômen; algumas espécies são de cor marrom-alaranjada e de tons iridescentes (Thompson & Rotheray 1998). Devido aos padrões de coloração, forma e certos comportamentos de voo, diversas espécies de Syrphidae são excelentes mimícos de espécies de Hymenoptera Aculeata (Gilbert 2005).

As moscas-das-flores são úteis como indicadores ecológicos da qualidade do meio ambiente (Sommagio 1999) e, como a maioria dos adultos é visitante floral, podem desempenhar importante papel na polinização (Szymank *et al.* 2009). As formas imaturas possuem uma notável variedade morfológica e ocupam uma grande variedade de nichos, sendo principalmente saprófagas (*e.g.* Lardé 1990; Pérez-Bañón *et al.* 2003a; Morales & Wolff 2010), predadoras (*e.g.* Gilbert *et al.* 1994; Mengual *et al.* 2008), fitófagas (*e.g.* Nishida *et al.* 2002; Weng & Rotheray 2008; Reemer & Rotheray 2009) e mirmecófilas (*e.g.* Duffield 1981; Schönrogge *et al.* 2002).

Quanto à sua classificação, Syrphidae já foi dividida em quatro famílias – Eristalidae; Milesiidae; Merodonidae; Syrphidae *sensu stricto* – (Glumac 1960) e em duas – Microdontidae e Syrphidae – (Thompson 1972). A subdivisão de Syrphidae em grupos de gêneros (vide Tabela I – pág. 6) foi primariamente estabelecida por Rondani (1845), os quais compreendiam sete *Lineas aggregata*. Onze anos depois, Rondani (1856, 1857) propôs cinco grupos como subfamílias e durante pouco mais de 120 anos o número de subfamílias propostas por diferentes autores variou de duas a 21 (*e.g.* Schiner 1864; Williston 1886; Kertész 1910, Shannon 1921, 1922, 1923; Hull 1949, Shiraki 1949; Goffe 1952, Wirth *et al.* 1965, Thompson *et al.* 1976). Da mesma forma, existiu uma grande variação da classificação em subtribos desde a primeira vez em que tal classificação foi proposta para esta família por Williston (1886).

Baseada principalmente na morfologia dos adultos, a classificação mais aceita atualmente é a de três subfamílias: Eristalinae *sensu* Thompson (1972, 1975a), Syrphinae *sensu* Vockeroth (1969) e Microdontinae *sensu* Thompson (1969). No entanto, análises cladísticas baseadas na morfologia dos imaturos (Rotheray & Gilbert 1999, 2008; Katzourakis *et al.* 2001) e análises incluindo dados moleculares (Ståhls *et al.* 2003; Mengual *et al.* 2008) vêm produzindo diferentes hipóteses de agrupamento para Syrphidae.

Estudos cladísticos demonstraram que as espécies de Syrphidae formam um grupo monofilético (vide Rotheray & Gilbert 1999; Wiedemann *et al.* 2011) e hipóteses de relacionamento filogenético entre os táxons de Syrphidae são recentes. Há quatro principais

trabalhos corroborando a monofilia de Syrphidae e inferindo o relacionamento entre os vários clados dentro da família (Rotheray & Gilbert 1999; Skevington & Yeates 2000; Ståhls *et al.* 2003; Hippa & Ståhls 2005).

Rotheray & Gilbert (1999) apresentaram uma hipótese de relacionamento filogenético entre os gêneros de Syrphidae paleárticos com base na morfologia dos imaturos. As relações internas de Syrphidae obtidas diferiram da classificação tradicional: Syrphinae e Microdontinae foram suportadas como linhagens monofiléticas e Eristalinae polifilética. Naquele estudo, foram analisados 46 gêneros de Eristalinae, sendo oito pertencentes a Eristalini. Das nove tribos atualmente reconhecidas para Eristalinae, apenas Cerioidini, Eristalini, Pipizini e Rhingiini apresentaram-se como grupos naturais.

Skevington & Yeates (2000) inferiram o relacionamento filogenético da superfamília Syrphoidea (Pipunculidae + Syrphidae) com base na morfologia dos adultos e genes mitocondriais. Os relacionamentos obtidos entre as subfamílias de Syrphidae também indicaram a polifilia de Eristalinae e a monofilia de Syrphinae e Microdontinae, porém com um baixo suporte para estes clados.

Ståhls *et al.* (2003) realizaram a primeira análise filogenética com caracteres moleculares e morfológicos (de adultos e larvas) combinados para reconstruir as relações entre as linhagens de Syrphidae. Esse estudo suportou a classificação em três subfamílias, com a inclusão de Pipizini (tradicionalmente alocada em Eristalinae) em Syrphinae. A maioria dos táxons utilizados possui distribuição Paleártica ou Holártica, porém pela primeira vez foram utilizados três gêneros de distribuição Neotropical: *Trichopsomyia* Williston, *Alipumilio* Shannon e *Nausigaster* Williston. Quanto a Eristalinae, somente as tribos Callicerini, Cerioidini, Eristalini e Rhingiini formaram grupos naturais.

Hippa & Ståhls (2005) realizaram uma análise filogenética com os dados morfológicos revisados de Ståhls *et al.* (2003), a qual suportou Syrphinae e Microdontinae como grupos monofiléticos e Eristalinae como polifilético. Apesar disso, observou-se que as tribos Cerioidini, Eristalini, Rhingiini e Volucellini formaram grupos monofiléticos.

Os autores dos quatro trabalhos anteriormente citados concordam que, para o estudo das relações entre as subfamílias de Syrphidae e para a estabilidade dos clados de Eristalinae, há a necessidade de um incremento substancial de táxons terminais, incluindo espécies de outras regiões biogeográficas e preferencialmente explorando análises cladísticas com dados combinados de morfologia e moleculares. Assim, novas classificações poderão ser propostas com bases mais confiáveis.

### *Subfamília Eristalinae*

As espécies incluídas em Eristalinae são as mais comuns entre os sirfídeos e com grande diversidade morfológica entre os adultos. Dos 202 gêneros reconhecidos em Syrphidae, 114 estão alocados nesta subfamília, incluindo 3.000 espécies, *i.e.* metade das 6.000 espécies reconhecidas para a família (Wirth *et al.* 1965; Thompson *et al.* 1976; Thompson 1972, 2003, 2005).

O histórico da classificação de Syrphidae em subfamílias deixa clara a dificuldade dos estudiosos em estabelecer grupos coesos para Eristalinae *sensu lato*. Um exemplo interessante é a classificação proposta por Shiraki (1949) onde Eristalinae *sensu lato* estaria dividida em 17 subfamílias (Tabela I).

Este contexto conturbado é ratificado pelas recentes análises cladísticas (Rotheray & Gilbert 1999; Skevington & Yeates 2000; Hippa & Ståhls 2005) que vem demonstrando a polifilia de Eristalinae.

Williston (1886) delimitou bem a dificuldade de se estabelecer caracteres diagnósticos para os gêneros ou grupos maiores em Syrphidae: “*While, as a general rule, the Syrphidae present excellent specific characters, there is a remarkable dearth of generic or group characters. The richness in species, the many intermediate forms, the absence of marked plastic variations, all tend to make the family in its subdivisions an exceedingly difficult one to define with clearness. From this fusion or coalescence of genera, we are often compelled to base our classification upon what appear very trivial differences. Species must be grouped together that show natural relationships, drawing the dividing lines where the largest intervals occur. Their classification ultimately must in many cases depend largely upon convenience, and the views of those best qualified to interpret natural characters.*” (Williston, 1886 – pág. XIII-XIV.)

Das nove tribos reconhecidas para Eristalinae (aceitando-se ainda Pipizini), Milesiini e Eristalini são as tribos que compreendem o maior número de gêneros, com 42 e 32 gêneros respectivamente. Nos estudos de Rotheray & Gilbert (1999), Skevington & Yeates (2000), Ståhls *et al.* (2003) e Hippa & Ståhls (2005), já detalhados anteriormente, as espécies incluídas em Eristalini formam um grupo monofilético.

### *Tribo Eristalini*

Todas as espécies incluídas nesta tribo possuem imaturos com processo respiratório posterior extremamente alongado em relação às demais espécies de Eristalinae, o qual pode ser até duas vezes mais longo que o comprimento do corpo da larva (Rotheray & Gilbert 2011). Tal alongamento confere o nome em inglês para estes organismos de *rat-tailed maggots*. Estes se desenvolvem em ambientes úmidos e encharcados, sendo alguns aquáticos. Alimentam-se de leveduras e bactérias envolvidas na decomposição orgânica, principalmente de matéria vegetal (Rotheray & Gilbert 2011).

Eristalini possui 821 espécies descritas distribuídas em 32 gêneros. Esses números foram obtidos pela reunião de dados disponíveis em Hull (1949), Goffe (1952), Wirth *et al.* (1965), Thompson (1972, 1997, 1999, 2000, 2003, 2005), Thompson *et al.* (1976), Smith & Vockeroth (1980), Vockeroth & Thompson (1987), Thompson & Vockeroth (1989) e Reemer & Hippa (2008). As espécies alocadas nesta tribo possuem distribuição mundial, em alguns casos podendo ser cosmopolitas (vide Tabela II – pág. 7).

Segundo a classificação mais recente (Thompson 2003), Eristalini está dividida em três subtribos: Eristaliina, a qual possui célula  $r_1$  fechada, veia  $R_{4+5}$  com uma curvatura acentuada [*vide nota no rodapé desta página*] e porção anterobasal dos fêmures com região circular com cerdas espiniformes; Helophiliina que possui a mesma caracterização de Eristaliina, exceto a célula  $r_1$  que é aberta; e Sericomyiina que apresenta célula  $r_1$  aberta, veia  $R_{4+5}$  reta ou sutilmente curvada e porção anterobasal dos fêmures sem região circular de cerdas espiniformes.

Na história da classificação de Syrphidae em tribos, os gêneros integrantes das três subtribos propostas por Thompson (2003) passaram por diversos rearranjos, dispondo Eristalini com diferentes composições. (vide Tabela I – pág. 6).

A classificação incerta em tribos reflete a definição controversa da subfamília como um grupo monofilético e muitos dos caracteres utilizados para a definição destes grupos de gêneros mostram-se homoplásticos. Thompson (2003) cita que Eristaliina deveria ser considerada como um grupo monofilético devido à célula  $r_1$  fechada (peciolada), que a monofilia de Sericomyiina seria suportada pela assimetria na genitália do macho e ainda que Helophiliina seria ‘meramente um grupo parafilético’.

Os poucos estudos cladísticos que incluíram espécies das três subtribos de Eristalini (Rotheray & Gilbert 1999; Ståhls *et al.* 2003; Hippa & Ståhls 2005) não possuíam uma boa amostragem de espécies para a reconstrução dos relacionamentos internos desta tribo. Assim, a classificação de Eristalini em três subtribos não possui uma abordagem filogenética, sendo restrita a definições subjetivas baseadas em alguns caracteres da morfologia dos adultos.

Dado o exposto, o presente trabalho teve como objetivo realizar uma análise cladística da tribo Eristalini com base na morfologia dos adultos de espécies representantes dos 32 gêneros atualmente reconhecidos para a mesma. A monofilia da tribo foi testada e as relações filogenéticas entre os gêneros são apresentadas e discutidas. É proposta uma classificação para Eristalini congruente com a hipótese filogenética.

---

*Nota: em Thompson (2003), página 2, último parágrafo, na caracterização das subtribos “vein  $R_{2+3}$ ” é uma citação equivocada. O correto é “vein  $R_{4+5}$ ”.*



**TABELA II.** Listagem dos gêneros de Eristalini organizados por subtribos (classificação tradicional), com indicação do número de espécies descritas, espécie-tipo e distribuição geográfica.

[ ♦ Gênero introduzido na região indicada].

Gênero	n° spp.	Espécie-tipo	Distribuição Geográfica
<b>Eristaliina</b>			
<i>Austalis</i> Thompson, 2003: 6	22	<i>Eristalis resolutus</i> Walker, 1858	OR, AU
<i>Axona</i> Walker, 1864: 211	2	<i>Eristalis chalcopyga</i> Wiedemann, 1830	OR, AU
<i>Digulia</i> Meijere, 1913: 357	1	<i>D. kochi</i> Meijere, 1913	AU
<i>Disoptera</i> Edwards, 1915: 400	7	<i>Eristalis heterothrix</i> Meijere, 1908	OR, AU
<i>Eristalinus</i> Rondani, 1845: 453	101	<i>Musca sepulchralis</i> Linnaeus, 1758	NE, PA, AF, OR, AU♦, NT♦
<i>Eristalis</i> Latreille, 1804: 194	91	<i>Musca tenax</i> Linnaeus, 1758	NE, PA, AF, OR, AU, NT
<i>Keda</i> Curran, 1931: 331	1	<i>Helophilus conclusa</i> Walker, 1860	OR, AU
<i>Kertesziomyia</i> Shiraki, 1930: 151	20	<i>Eristalis violascens</i> Kertész, 1913	PA, OR, AU
<i>Lycastrihyncha</i> Bigot, 1859: 307	5	<i>L. nitens</i> Bigot, 1859	NT
<i>Meromacroides</i> Curran, 1927: 69	1	<i>Eristalis meromacriiformis</i> Bezzi, 1915	AF
<i>Meromacrus</i> Rondani, 1848: 70	45	<i>M. ghilianii</i> Rondani, 1848	NT, NE
<i>Palpada</i> Macquart, 1834: 512	85	<i>Milesia scutellaris</i> Fabricius, 1805	NT, NE, AU♦
<i>Phytomia</i> Guérin-Méneville, 1833: 509	26	<i>Eristalis chrysopygus</i> Wiedemann, 1819	PA, AF, OR, AU
<i>Senaspis</i> Macquart, 1850: 437	14	<i>S. flaviceps</i> Macquart, 1850	AF, OR
<i>Simoides</i> Loew, 1858: 382	7	<i>Eristalis crassipes</i> Fabricius, 1805	PA, AF
<i>Solenaspis</i> Osten-Sacken, 1881: 442	1	<i>Plagiocera nitens</i> Bigot, 1880	AU
<b>Helophiliina</b>			
<i>Austrophilus</i> Thompson, 2000: 373	5	<i>Helophilus terraereginae</i> Ferguson, 1926	AU
<i>Chasmodon</i> Bezzi, 1915: 102	5	<i>C. femoratum</i> Bezzi, 1915	AF
<i>Dolichogyna</i> Macquart, 1842: 125	13	<i>Helophilus chiliensis</i> Guérin-Méneville, 1835	NT
<i>Habromyia</i> Williston, 1888: 284	8	<i>H. coeruleithorax</i> Williston, 1888	NT
<i>Helophilus</i> Meigen, 1822: 368	80	<i>Musca pendula</i> Linnaeus, 1758	NE, PA, OR, AU
<i>Lejops</i> Rondani, 1857: 33	32	<i>Mallota vittata</i> Meigen, 1822	NT, NE, PA, AF
<i>Mallota</i> Meigen, 1822: 377	62	<i>Syrphus fuciformis</i> Fabricius, 1794	NT, NE, PA, OR, AF
<i>Mesembrius</i> Rondani, 1857: 50	82	<i>Helophilus peregrinus</i> Loew, 1846	PA, AF, OR, AU
<i>Myathropa</i> Rondani, 1845: 453	6	<i>Musca florea</i> Linnaeus, 1758	PA
<i>Obmyia</i> Thompson, 1999: 342	1	<i>O. omya</i> Thompson, 1999	NT
<i>Parhelophilus</i> Girschner, 1897: 604	18	<i>Syrphus frutetorum</i> Fabricius, 1775	NE, PA
<i>Quichuana</i> Knab, 1913: 13	28	<i>Q. sylvicola</i> Knab, 1913	NT
<b>Sericomyiina</b>			
<i>Pararctophila</i> Herve-Bazin, 1914: 152	2	<i>P. oberthuri</i> Herve-Bazin, 1914	PA, OR
<i>Pseudovolucella</i> Shiraki, 1930: 39	10	<i>P. mimica</i> Shiraki, 1930	PA, OR
<i>Pyritis</i> Hunter, 1897: 131	1	<i>Volucella kincaidii</i> Coquillett, 1895	NE
<i>Sericomyia</i> Meigen, 1803: 274	34	<i>Musca lappona</i> Linnaeus, 1758	NE, PA, OR
<b>Total: 32 gêneros</b>	<b>821</b>		

NT: Neotropical. NE: Neártica. PA: Paleártica. AF: Afrotropical. OR: Oriental. AU: Australásia.  
O número indicado após o ano da descrição do gênero refere-se à página inicial da respectiva descrição.

## MATERIAL E MÉTODOS

Os exemplares estudados são pertencentes às instituições citadas abaixo (o nome do curador responsável segue após o nome da instituição).

AMGS	Albany Museum, Grahamstown, Cape Province, África do Sul (Sarah K. Gess).
AMNH	American Museum of Natural History, Nova Iorque, EUA (David Grimaldi).
AUM	Australian Museum, Sydney, Austrália (David R. Britton).
CAS	California Academy of Sciences, São Francisco, Califórnia, EUA (Charles E. Griswold).
CESC	Coleção Entomológica da Universidade de Santa Cruz do Sul, Santa Cruz do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil (Andreas Köhler).
DZUP	Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure, Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brasil (Claudio J. B. de Carvalho).
INBIO	Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica (Manuel Zumbado).
INPA	Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, Amazonas, Brasil (Augusto L. Henriques).
FMNH	Finnish Museum of Natural History, Helsinki, Finlândia (Gunilla Ståhls-Mäkelä).
KMMA	Koninklijk Museum voor Midden-Afrika (Royal Museum for Central Africa), Tervuren, Bélgica (Eliane de Coninck).
MZSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil (Carlos J. E. Lamas).
NMSA	Natal Museum South Africa, Pietermaritzburg, KwaZulu-Natal, África do Sul (Mikhail B. Mostovski).
NZAC	New Zealand Arthropod Collection, Auckland, Nova Zelândia (Trevor Crosby).
SMNK	Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Karlsruhe, Alemanha (Alexandre Riedel).
USNM	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., EUA (Wayne N. Mathis).

### Amostragem taxonômica

Foram analisadas espécies representantes de todos os 32 gêneros reconhecidos de *Eristalini*. Foram incluídas 111 espécies como grupo interno e 10 espécies como grupos externos. Os táxons terminais utilizados na análise e suas respectivas distribuições geográficas estão listados na Tabela III.

**TABELA III.** Listagem dos gêneros e espécies utilizados na análise cladística, com sua respectiva distribuição geográfica. [\* indica a espécie-tipo].

NT: Neotropical. NE: Neártica. PA: Paleártica. AF: Afrotropical. OR: Oriental. AU: Australásia.

Grupo interno	Distribuição Geográfica
<i>Austalis</i>	
<i>A. conjuncta</i> (Ferguson, 1926)	AU
<i>A. muscoides</i> (Walker, 1858)	AU
<i>A. pulchella</i> (Macquart, 1846)	AU
<i>A. resoluta</i> (Walker, 1858)*	AU
<i>A. rhina</i> Thompson, 2003	AU
<i>Austrophilus</i>	
<i>A. terraereginae</i> (Ferguson, 1926)*	AU
<i>Axona</i>	
<i>A. chalcopyga</i> (Wiedemann, 1830)*	OR, AU
<i>Chasmomma</i>	
<i>C. femoratum</i> Bezzi, 1915*	AF
<i>C. nigrum</i> Curran, 1927	AF
<i>Digulia</i>	
<i>D. kochi</i> Meijere, 1913*	AU
<i>Dissoptera</i>	
<i>D. heterothrix</i> (Meijere, 1908)*	OR, AU
<i>Dolichogyna</i>	
<i>D. chilensis</i> (Guérin-Méneville, 1835)*	NT
<i>D. picta</i> (Philippi, 1865)	NT
<i>Eristalinus</i>	
<i>E. (Eristalinus) sepulchralis</i> (Linnaeus, 1758)*	PA, OR
<i>E. (Eristalodes) taeniops</i> (Wiedemann, 1818)	Cosmopolita
<i>E. (Lathyrrophthalmus) aeneus</i> (Scopoli, 1763)	PA, NT, NE, AU
<i>E. (Lathyrrophthalmus) megacephalus</i> (Rossi, 1794)	PA, AF, OR
<i>E. (Lathyrrophthalmus) nigricans</i> (Wiedemann, 1830)	AF
<i>E. (Lathyrrophthalmus) splendens</i> (Le Gullou, 1842)	AU
<i>E. (Lathyrrophthalmus) viridis</i> (Coquillett, 1898)	PA
<i>E. (Merodonoides) multifarius</i> (Walker, 1852)	OR
<i>Eristalis</i>	
<i>E. (Eoseristalis) arbustorum</i> (Linnaeus, 1758)	PA, NE
<i>E. (Eoseristalis) bogotensis</i> Macquart, 1842	NT
<i>E. (Eoseristalis) cerealis</i> Fabricius, 1805	OR
<i>E. (Eoseristalis) circe</i> Williston, 1891	NE, NT
<i>E. (Eoseristalis) dimidiata</i> Wiedemann, 1830	NE
<i>E. (Eoseristalis) intricaria</i> (Linnaeus, 1758)	PA
<i>E. (Eoseristalis) lineata</i> (Harris, 1776)	PA
<i>E. (Eoseristalis) stipator</i> Osten-Sacken, 1877	NE, NT
<i>E. (Eristalis) tenax</i> (Linnaeus, 1758)*	Cosmopolita
<i>Habromyia</i>	
<i>H. chrysotaenia</i> Fluke, 1937	NT
<i>H. coeruleithorax</i> Williston, 1888*	NT

TABELA III. Continuação

Grupo interno	Distribuição Geográfica
<i>H. lipoflava</i> Fluke, 1937	NT
<i>Habromyia</i> sp. nov.	NT
<i>Helophilus</i>	
<i>H. fasciatus</i> Walker, 1849	NE, NT
<i>H. pendulus</i> (Linnaeus, 1758)*	PA
<i>H. trivittatus</i> (Fabricius, 1805)	PA
<i>H. (Pilinastica) antipodus</i> Schiner, 1868	Nova Zelândia
<i>H. (Pilinastica) campbellicus</i> Hutton, 1902	Nova Zelândia
<i>H. (Pilinastica) cingulatus</i> (Fabricius, 1775)	Nova Zelândia
<i>H. (Pilinastica) hectori</i> Miller, 1924	Nova Zelândia
<i>Keda</i>	
<i>K. conclusa</i> (Walker, 1860)*	OR, AU
<i>Kertesziomyia</i>	
<i>K. (Pseuderistalis) conducta</i> (Walker, 1858)	AU
<i>K. (Pseuderistalis) semisplendens</i> (Sack, 1926)	OR
<i>K. violascens</i> (Kertész, 1913)*	OR
<i>K. (Paramesembrius) abdominalis</i> (Sack, 1927)	OR, PA
<i>Lejops</i>	
<i>L. (Anasimyia) chrysostrabus</i> (Wiedemann, 1830)	NE
<i>L. (Anasimyia) interpunctus</i> (Harris, 1776)	PA
<i>L. (Anasimyia) lunulatus</i> (Meigen, 1822)	PA, NE
<i>L. (Aemosyrphus) arquatus</i> (Say, 1829)	NT
<i>L. (Aemosyrphus) mexicanus</i> (Macquart, 1842)	NT, NE
<i>L. (Aemosyrphus) polygrammus</i> (Loew, 1872)	NE, NT
<i>L. (Eurimyia) lineatus</i> (Fabricius, 1787)	PA, NE
<i>L. barbiellinii</i> (Ceresa, 1934)	NT
<i>L. vittatus</i> (Meigen, 1822)*	PA
<i>L. (Lunomyia) cooleyi</i> (Seamans, 1917)	NE
<i>L. (Polydontomyia) curvipes</i> (Wiedemann, 1830)	NE, NT
<i>Lycastriirhyncha</i>	
<i>L. nitens</i> Bigot, 1859*	NT
<i>Mallota</i>	
<i>M. apis</i> Thompson, 2002	NT
<i>M. cimbiciformis</i> (Fallén, 1817)	PA
<i>M. klepsvikae</i> Zumbado, 2002	NT
<i>Mallota</i> sp. nov.	NT
<i>Meromacroides</i>	
<i>M. meromacriiformis</i> (Bezzi, 1915)*	AF
<i>Meromacrus</i>	
<i>M. auriferus</i> Hull, 1942	NT
<i>M. ghilianii</i> Rondani, 1848*	NT
<i>M. nectarinoides</i> (Lynch-Arribalzaga, 1892)	NT
<i>M. cinctus</i> (Drury, 1770)	NT
<i>Mesembrius</i>	
<i>M. capensis</i> (Macquart, 1842)	AF

TABELA III. *Continuação*

Grupo interno	Distribuição Geográfica
<i>M. (Vadonimyia) discophorus</i> (Séguy, 1851)	Madagascar
<i>M. madagascariensis</i> Keiser, 1971	Madagascar
<i>M. peregrinus</i> (Loew, 1846)*	PA
<i>M. strigilatus</i> (Bezzi, 1912)	AF
<i>Myathropa</i>	
<i>M. florea</i> (Linnaeus, 1758)*	PA
<i>Obmyia</i>	
<i>O. omya</i> Thompson*	NT
<i>Palpada</i>	
<i>P. agrorum</i> (Fabricius, 1787)	NT, NE
<i>P. doris</i> (Curran, 1930)	NT
<i>P. familiaris</i> (Walker, 1860)	NT
<i>P. furcata</i> (Wiedemann, 1819)	NT, NE
<i>P. lindneri</i> Thompson, 1999	NT
<i>P. meigenii</i> (Wiedemann, 1830)	NT
<i>P. melanaspis</i> (Wiedemann, 1830)	NT
<i>P. mexicana</i> (Macquart, 1847)	NT, NE
<i>P. ruficeps</i> (Macquart, 1842)	NT
<i>P. scutellaris</i> (Fabricius, 1805)*	NT, NE
<i>P. vinetorum</i> (Fabricius, 1799)	NT, NE, AU
<i>Pararctophila</i>	
<i>P. oberthuri</i> Herve-Bazin, 1914*	OR
<i>Parhelophilus</i>	
<i>P. consimilis</i> (Malm, 1860)	PA
<i>P. frutetorum</i> (Fabricius, 1775)*	PA
<i>Phytomia</i>	
<i>P. chrysopyga</i> (Wiedemann, 1819)*	OR
<i>P. crassa</i> (Fabricius, 1787)	OR, AU
<i>P. errans</i> (Fabricius, 1787)	OR, PA
<i>Pseudovolucella</i>	
<i>P. decipiens</i> (Hervé-Bazin, 1914)	OR
<i>P. fasciata</i> Curran, 1931	OR
<i>Pyritis</i>	
<i>P. kincaidii</i> (Coquillett, 1895)*	NE
<i>Quichuana</i>	
<i>Q. angustiventris</i> (Macquart, 1855)	NT
<i>Q. bezzi</i> Ceresa, 1934	NT
<i>Q. calathea</i> Shannon, 1925	NT
<i>Q. fasciata</i> (Sack, 1941)	NT
<i>Q. pogonosa</i> Fluke, 1937	NT
<i>Senaspis</i>	
<i>S. apophysata</i> (Bezzi, 1915)	Madagascar
<i>S. dentipes</i> (Macquart, 1842)	OR, AF
<i>S. elliotti</i> Austen, 1909	AF
<i>S. haemorrhoea</i> (Gerstaecker, 1871)	AF

TABELA III. *Continuação*

Grupo interno	Distribuição Geográfica
<i>Sericomyia</i>	
<i>S. (Arctophila) bombiformis</i> (Fallén, 1810)	PA
<i>S. chalcopyga</i> Loew, 1863	NE
<i>S. lappona</i> (Linnaeus, 1758)*	PA
<i>S. (Condidea) lata</i> (Coquillett, 1907)	NE
<i>S. superbiens</i> (Muller, 1776)	PA
<i>Simoides</i>	
<i>S. crassipes</i> (Fabricius, 1805)*	AF
<i>S. villipes</i> (Loew, 1858)	AF
<i>Solenaspis</i>	
<i>S. nitens</i> (Bigot, 1880)*	AU
<b>Grupos externos</b>	
Eristalinae: Merodontini	
<i>Merodon equestris</i> (Fabricius, 1794)	PA, NE, AU
Eristalinae: Callicerini	
<i>Callicera aenea</i> (Fabricius, 1781)	PA, OR
<i>Callicera poultoni</i> Verral, 1913	NT
Eristalinae: Volucellini	
<i>Copestylum spinithorax</i> (Lynch Arribalzaga, 1892)	NT
<i>Ornidia obesa</i> (Fabricius, 1775)	Cosmopolita
Eristalinae: Milesiini	
<i>Criorbina asilica</i> (Fallén, 1816)	PA
<i>Orthoprosopa grisea</i> (Walker, 1835)	AU
<i>Xylota sylvarum</i> (Linnaeus, 1758)	PA
Syrphinae: Syrphini	
<i>Syrphus phaeostigma</i> Wiedemann, 1830	NT
<i>Syrphus ribesii</i> (Linnaeus, 1758)*	PA, NE

O delineamento da amostragem taxonômica deve ser cuidadosamente considerado no planejamento, desenvolvimento e desempenho de análises filogenéticas (Heath *et al.* 2008). Visto que a complexidade da morfologia nos permite explorar padrões subjacentes nos relacionamentos, é injustificável julgar a qualidade de um conjunto de dados morfológicos em termos do número de caracteres necessários para se construir com precisão uma hipótese filogenética, pois não existe uma relação fixa entre amostragem de caracteres e precisão (Smith & Turner 2005). Assim, a escolha das espécies representantes para cada gênero do grupo interno foi primariamente estabelecida quanto à sua diversidade morfológica, considerando também sua distribuição geográfica. Quando os gêneros eram previamente classificados em subgêneros ou grupos de espécies (*Eristalinus* Rondani, *Eristalis* Latreille, *Helophilus* Meigen, *Kertesziomyia* Shiraki, *Lejops* Rondani, *Mesembrius* Rondani, *Palpada* Macquart e *Sericomyia* Meigen), procurou-se também amostrar táxons representantes dos grupos infragêneros.

A espécie-tipo de 87,5% dos gêneros foi incluída para que eventuais mudanças taxonômicas ou nomenclaturais pudessem ser propostas com bases mais seguras. Este esforço amostral resultou em apenas quatro gêneros não representados por suas espécies tipo: *Mallota* Meigen, *Pseudovolucella* Shiraki, *Quichuana* Knab e *Senaspis* Macquart.

Foram incluídas na análise duas espécies novas que oportunamente serão descritas: *Mallota* **sp. nov.** (localidade-tipo: Campos do Jordão, São Paulo - Brasil) e *Habromyia* **sp. nov.** (localidade-tipo: Nova Teutônia, Santa Catarina - Brasil).

A escolha dos táxons terminais para comporem os grupos externos levou em consideração hipóteses filogenéticas prévias para Syrphidae, bem como considerações taxonômicas de vários autores. As topologias foram enraizadas a *posteriori* (Nixon & Carpenter 1993). A espécie *Merodon equestris* (Fabricius, 1794) foi eleita para o enraizamento das topologias obtidas, devido à hipótese de Rotheray & Gilbert (1999), na qual as espécies da tribo Merodontini (citada pelos autores como *Eumerini*) formam o grupo-irmão de todas as demais espécies de Syrphidae. Conforme Rotheray & Gilbert (1999) e Ståhls *et al.* (2003), *Callicera* Panzer, *Criorhina* Meigen e *Xylota* Meigen são grupos proximamente relacionados a Eristalini. Em Ståhls *et al.* (2003) Syrphinae (+ Pipizini) é grupo-irmão de Eristalinae, assim duas espécies de *Syrphus* Fabricius foram também incluídas. Os gêneros *Copestylum* Macquart, *Ornidia* Lepeletier & Serville e *Orthoprosopa* Macquart nunca foram utilizados em análises cladísticas prévias: *Copestylum* e *Ornidia* fazem parte da tribo Volucellini, a qual sempre esteve representada em análises prévias por espécies do gênero *Volucella*; já *Orthoprosopa* foi incluída no presente estudo por ter sido classificada como parte da tribo Helophilini por Hull (1949).

### Estudo morfológico

A morfologia externa dos insetos adultos, secos e alfinetados foi estudada sob microscópio estereoscópico (Leica MZ 7.5; <http://www.leica.com>). A estrutura das cerdas torácicas e a genitália masculina foram examinadas sob microscópio óptico (Motic BA 210; <http://www.motic.com>).

Para observação dos escleritos posteriores da cabeça e escleritos torácicos anteriores, a cabeça de alguns exemplares foi destacada e colada lateralmente a uma etiqueta acoplada ao alfinete do exemplar. Hippa & Ståhls (2005) e Doczkal & Pape (2009) estudaram caracteres filogeneticamente relevantes nestas regiões.

As genitálias dos machos foram dissecadas e clarificadas em ácido láctico por aproximadamente cinco minutos. Após resfriamento, as estruturas foram fervidas em álcool 50% para remoção de bolhas e posteriormente acondicionadas em glicerina purificada. Após o estudo taxonômico, as estruturas foram estocadas em microtubos de PVC, com tampas de polietileno, contendo glicerina purificada e estes acoplados ao alfinete do respectivo exemplar.

Todos os desenhos foram feitos com auxílio de câmara clara acoplada. 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 Auto-Montage (Syncroscopy, [www.syncroscopy.com/syncroscopy/automontageshort.asp](http://www.syncroscopy.com/syncroscopy/automontageshort.asp)) do Taxonline – Rede Paranaense de Coleções Biológicas ([www.taxonline.ufpr.br](http://www.taxonline.ufpr.br)).

#### *Identificação e terminologia*

As espécies foram identificadas e/ou tiveram suas identificações confirmadas com a fonte mais apropriada existente em cada caso, sendo com auxílio de chaves de identificação, com auxílio de descrições originais e/ou redescrições, comparadas com o material depositado no AMNH, MZSP e USNM, ou ainda, comparadas com as imagens do material-tipo disponíveis no *website* do MCZ (<http://mcz-28168.oeb.harvard.edu/mcz/index.htm>>\).

A terminologia segue Speight (1987) com modificações, Thompson (1999) e Doczkal & Pape (2009).

#### **Delineamento e codificação dos caracteres e estados de caracteres**

Foi realizado um levantamento prévio de caracteres já utilizados na literatura corrente para Syrphidae (Thompson 1972; Speight 1987; Hippa & Ståhls 2005; Masetti *et al.* 2006; Marcos-García *et al.* 2007, Vujčić *et al.* 2008, Doczkal & Pape 2009, Morales & Marinoni 2009), levando-se em consideração a importância taxonômica de cada caráter.

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 Brower & Schwaroch (1996), onde primeiramente selecionam-se os caracteres e posteriormente atribuem-se os estados aos mesmos.

A construção dos caracteres levou em consideração a correspondência topológica entre as estruturas observadas, bem como a independência e a hierarquia dos caracteres e estados (os quais devem ser comparáveis entre si) (Hawkins *et al.* 1997).

A gramática dos caracteres seguiu Sereno (2007), onde os enunciados de caracteres (*Character statements*) são compostos pelo *caráter* o qual localiza ou descreve algo, e o *enunciado* o qual descreve suas manifestações.

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

## Análise de parcimônia

O critério de otimização utilizado no presente estudo foi a parcimônia de Fitch (1971). Este critério trata todos os caracteres como não-ordenados (não-aditivos), de modo que a mudança de um estado a outro não prevê estados intermediários.

Os caracteres foram tratados sob dois esquemas de pesagem: pesos iguais e pesos implícitos (Goloboff 1993). A pesagem implícita (Goloboff 1993) define pesos aos caracteres simultaneamente à construção de cladogramas, *i.e.* a pesagem não depende de nenhuma análise prévia. Os pesos são determinados pelo ajuste dos caracteres (*fit*) em um determinado cladograma, não incluindo nenhum cladograma prévio. O valor de *fit* varia de acordo com o valor previamente definido para a constante de concavidade (*k*) (veja Goloboff 1993, 1995; Turner & Zandee 1995).

A busca pelos cladogramas mais parcimoniosos foi realizada através do programa TNT versão 1.1 (Goloboff *et al.* 2008a). Neste programa, foram realizados os esquemas de buscas por árvores chamados Busca Heurística Tradicional (*Traditional Search*) e Novas Tecnologias de Busca Heurística (*New Technology Search*). Este último emprega métodos mais rápidos e eficazes quando se utiliza parcimônia como critério de busca.

As buscas foram realizadas sob os seguintes parâmetros:

\* Busca Heurística Tradicional: 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 TBR, 10 árvores a serem salvas por replicação e *Max. trees* = 100.000.

\* Novas Tecnologias de Busca Heurística: algoritmo *Sectorial Search* (Goloboff 1999) utilizado no modo default; algoritmo *Ratchet* (Nixon 1999), com *Perturbation Phase* ajustada para 25 e 5 para *Up weighting* e *Down weighting*, respectivamente, e 100 interações; algoritmo *Drift* (Goloboff 1999) com 20 ciclos; e algoritmo *Tree Fusing* (Goloboff 1999) com 100 *rounds*. Ainda, a busca foi realizada até que o comprimento mínimo fosse encontrado pelo menos 100 vezes (o equivalente a 100 replicações, cada uma delas realizando as passagens dos quatro algoritmos citados) e *Max. trees* = 100.000.

Os esquemas de busca foram realizados tanto para pesagem igual quanto para pesagem implícita dos caracteres. No caso da pesagem implícita, o valor do *k* foi explorado no intervalo de 1 a 15, com o intuito de verificar o comportamento das topologias sob diferentes valores de pesagem contra homoplasias.

O suporte de Bremer absoluto, que representa o número de passos extras necessários para colapsar a monofilia de um grupo presente em uma determinada topologia mais parcimoniosa (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.* 2008a) em associação com a extensão *bremer.run* (disponível em <<http://tnt.insectmuseum.org/index.php/Scripts>>), utilizando-se os valores do *default*.

Para a topologia obtida sob pesagem implícita dos caracteres, foi calculado o suporte de Bremer relativo (Goloboff & Farris 2001). Em análises cladísticas sob métodos de pesagem dos caracteres, um suporte de Bremer absoluto pode ser de difícil interpretação, mas um suporte relativo é diretamente comparável (Goloboff & Farris 2001). O suporte relativo leva em consideração o conflito entre os caracteres, sendo expresso como uma medida da quantidade de evidência favorável/contraditória, *i.e.* uma proporção do número de caracteres que suportam um grupo *versus* o número de caracteres que contradizem o grupo (Goloboff & Farris 2001; veja também Simmons & Webb 2006). A medida do suporte relativo é baseada na diferença relativa de *fit* (RFD), em que para RFD = 0, o grupo é inteiramente não suportado, e RFD = 1, o grupo é inteiramente incontestável.

Para evitar a superestimação dos valores dos suportes, a busca pelas árvores sub-ótimas foi realizada por meio do algoritmo TBR e em três estágios sucessivos: *Retain trees suboptimal by (steps) = 1* e *Max. trees = 1.000*; *Retain trees suboptimal by (steps) = 3* e *Max. trees = 2.000*; *Retain trees suboptimal by (steps) = 5* e *Max. trees = 4.000*.

## RESULTADOS

### Listagem dos caracteres e estados de caracteres

A Tabela IV (pág. 44) apresenta a matriz dos caracteres e seus respectivos estados. Foram levantados 133 caracteres para os 121 táxons terminais, relativos à morfologia externa dos adultos e à genitália dos machos.

Abaixo estão descritos os caracteres e seus respectivos estados empregados na análise e comentários acerca de suas delimitações e aplicações. Ao lado de cada estado foram indicadas as figuras que os ilustram, as quais estão localizadas ao final desta seção.

Os caracteres estão listados de acordo com sua posição no corpo, da região anterior para a posterior; quando aplicáveis a apenas um dos sexos, este será mencionado. Quando uma espécie apresenta dimorfismo sexual para um caráter, optou-se sempre em codificar o estado correspondente ao macho. Os caracteres assinalados com asterisco (\*) são pela primeira vez propostos nos estudos filogenéticos de Syrphidae.

### CABEÇA

---

**1. Abertura oral, alongamento:**

- (0) não alongada, sem entalhe (Figs 16, 18, 20);
- (1) não alongada, com entalhe (Figs 13, 14, 17, 21–23, 25, 86);
- (2) alongada ventralmente (Figs 1, 7, 15, 24, 87);
- (3) alongada anteriormente (Fig. 19).

**2. \* Abertura oral, prolongamento na região posterior da cabeça:**

- (0) não prolongada (Fig. 32);
- (1) sutilmente prolongada (Figs 33, 35, 36)
- (2) acentuadamente prolongada (Fig. 34)

**3. Face, formato da superfície:**

- (0) com um tubérculo desenvolvido (Figs 13–15, 24, 25, 86, 87);
- (1) com três tubérculos desenvolvidos (Figs 6, 9, 23);
- (2) entre tuberculada e reta (Fig. 17);
- (3) reta (Figs 16, 18);
- (4) côncava (Fig. 20);
- (5) com um tubérculo subdesenvolvido (Figs 21, 22).

A evolução do formato facial em Syrphidae foi estudada por Hull (1945, 1949) e Thompson (1972).

**4. Face, sulco facial, comprimento relativo à porção média da face:**

- (0) mais curto;
- (1) mais longo (Fig. 9).

5. **Face, cerdas, distribuição:**
  - (0) por toda a superfície (Figs 6, 8, 9);
  - (1) ampla, com a porção medial nua (Figs 2–5);
  - (2) apenas em estreita linha lateral (Figs 1, 7).
6. **Face, microtríquias, distribuição:**
  - (0) por toda a superfície (Figs 5, 6, 8);
  - (1) ampla, com a porção medial sem microtríquias (Figs 1–4, 7);
  - (2) apenas em estreita linha lateral (Fig. 9).
7. **Fossa antenal, distância entre a inserção dos escapos relativa ao diâmetro da base do escapo:**
  - (0) mais estreita (Figs 2–9);
  - (1) mais larga (Figs 1, 12).
8. **Fossa antenal, esclerotização inframedial:**
  - (0) ausente;
  - (1) presente (Fig. 12).
9. **Antena, escapo, comprimento relativo à largura medial do pedicelo:**
  - (0) mais curto (Figs 10, 11);
  - (1) mais longo (Fig. 12).
10. **Antena, basoflagelômero, comprimento:**
  - (0) tão longo quanto largo (Figs 1, 5, 14);
  - (1) mais largo do que longo (Fig. 15);
  - (2) pouco mais longo do que largo (Figs 2–4; 10, 11, 13, 16–21, 23, 24);
  - (3) duas vezes (ou mais) mais longo do que largo (Figs 9, 12).
11. **Antena, inserção da arista, posição:**
  - (0) basal (Figs 10, 11);
  - (1) apical (Fig. 12).
12. **Antena, arista, comprimento das cerdas:**
  - (0) muito curto (Figs 4, 13–17; 19–22; Morales & Marinoni 2009: Figs 115, 116);
  - (1) médio (Fig. 11);
  - (2) longo (Figs 9, 24, 25).

A condição ‘muito curto’(0) é equivalente às tradicionais descrições de ‘arista nua’ (*bare arista*), pois as cerdas curtas são observáveis apenas sob grande aumento (Morales & Marinoni 2009).
13. **Fronte, metade inferior, forma:**
  - (0) prolongada anteriormente (Figs 13–22, 24, 25);
  - (1) achatada (Fig. 23).
14. **Triângulo frontal (macho), microtríquias, distribuição:**
  - (0) em estreita linha nas margens dos olhos (Fig. 3; Morales & Marinoni 2009: Fig. 119);
  - (1) por toda a superfície (Figs 1, 5–8, Morales & Marinoni 2009: Figs 113, 121).

**15. Olho (macho), distância entre os olhos na região suprafrontal:**

- (0) estreitamente holóptico (Figs 7, 30);
- (1) amplamente holóptico (Figs 6, 9, 26);
- (2) estreitamente dicóptico (Figs 3, 27);
- (3) amplamente dicóptico (Figs 1, 5, 8, 28, 29, 31).

**16. Olho, cerdas, comprimento:**

- (0) muito curto (Figs 1, 2–8, 13–18);
- (1) longo na metade superior e curto na metade inferior (Morales & Marinoni 2009: Figs 38–50);
- (2) longo em toda a superfície (Figs 9, 20).

A condição ‘muito curto’(0) é equivalente às tradicionais descrições de ‘olho nu’ (*bare eye*). Nenhuma espécie de Syrphidae possui o olho completamente desprovido de cerdas, porém as cerdas muito curtas são observáveis apenas sob grande aumento.

**17. Olho, máculas:**

- (0) ausentes (Figs 1, 3–9);
- (1) presentes (Fig. 2; Thompson 2008: Fig. 25).

**18. \* Triângulo ocelar, forma:**

- (0) equilátero reduzido (Figs 26, 30, 31);
- (1) equilátero expandido (Fig. 29);
- (2) isósceles alongado (Fig. 27);
- (3) isósceles alargado (Fig. 28).

**19. Esclerito occipital médio (macho), região dorsal, forma:**

- (0) completamente coberta pela margem dorsoposterior dos olhos (Fig. 26);
- (1) estreita (Fig. 27);
- (2) alargada (Figs 28–31).

A condição ‘alargada’ (2) é similar à forma que ocorre na maioria das fêmeas.

**20. \* Esclerito occipital médio, bulbo supracervical:**

- (0) indistinto (Figs 34–37);
- (1) distinto (Figs 32, 33).

**21. \* Occipício, superfície:**

- (0) plana (Figs 32–35);
- (1) protuberante (Fig. 36).

**22. \* Occipício, bulbo dorsoventral:**

- (0) vestigial (Fig. 37);
- (1) aparente (Figs 32–36).

**23. \* Occipício, forâmen occipital inferior, lamela lateral:**

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 37).

## TÓRAX

24. **\* Distância entre a margem anterodorsal do antepronoto e o escuto:**  
 (0) tão longa quanto o comprimento da dobra da margem anterodorsal, ou mais curta (Fig. 59);  
 (1) mais longa que a dobra da margem anterodorsal (Fig. 60).
25. **Esclerito cervical posterior, posição:**  
 (0) livre na membrana cervical (Figs 38, 40–43, 46–49, 51, 52, 54);  
 (1) parcialmente coberto pelo esclerito cervical lateral (Figs 44, 45, 50, 53).
26. **Membrana cervical, cerdas ventrais ao esclerito cervical posterior:**  
 (0) ausentes;  
 (1) presentes.
27. **Basisterno pró-torácico (prosterno), forma:**  
 (0) quadrangular (Figs 38, 40, 47–50, 52–54);  
 (1) retangular (Figs 41, 43–46);  
 (2) triangular (Figs 42, 51).
- Alguns indivíduos podem apresentar uma forma similar a um pentágono, mas ao se observar diversos exemplares da mesma espécie, percebeu-se que esta forma seria uma variação da condição ‘quadrangular’ (0).
28. **Pró-episterno, porção ventral, cerdas:**  
 (0) ausentes (41–45, 50, 52, 53);  
 (1) presentes (Figs 40, 46–49, 51, 54).
29. **Antepronoto, região laterodorsal, cerdas espiniformes:**  
 (0) ausentes (Figs 41, 50–53);  
 (1) presentes (Figs 40, 42–49, 54).
30. **\* Antepronoto, margem anterodorsal, forma:**  
 (0) simples (Figs 55, 58);  
 (1) com uma proeminência curvada (Fig. 56);  
 (2) com duas proeminências curvadas (Fig. 57).
31. **Escuto, comprimento das cerdas:**  
 (0) muito curtas (Figs 76, 78);  
 (1) médias (Figs 47, 48, 86);  
 (2) longas (Fig. 87);  
 (3) muito curtas intercaladas com médias.
32. **Escuto, estrutura das cerdas:**  
 (0) apenas simples (Figs 62, 63);  
 (1) simples e ramificada (Fig. 64);  
 (2) simples e irregular (Figs 65–67);  
 (3) simples e plumosa (Figs 68–70);  
 (4) simples e espiralada (Figs 71, 72);  
 (5) simples, ramificada e plumosa.

A variação estrutural das cerdas torácicas em Syrphidae foi pela primeira vez reportada por Hippa & Ståhls (2005), onde delimitaram dois estados: não ramificado e ramificado. No presente estudo, verificou-se que a estrutura das cerdas apresenta formas muito mais complexas.

33. **Escuto, macrosetas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes (Fig. 75).
34. **Escuto, padrão de bandas:**  
(0) bandas transversais (Morales & Marinoni 2009: Figs 58–67, 70, 73, 123);  
(1) bandas longitudinais (Figs 89, 90);  
(2) sem padrão de bandas (Fig. 78; Morales & Marinoni 2009: Figs 68, 69, 71, 72, 74);  
(3) como em *Austalis muscoides* (Fig. 73).
35. **Pós-pronoto, cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes (Figs 55–57).
36. **Notopleura, forma:**  
(0) sutilmente protuberante (Figs 39, 73, 76, 78);  
(1) acentuadamente protuberante (Fig. 75).
37. **Pró-epímero, projeção ventroposterior:**  
(0) ausente (Morales & Marinoni 2009: Fig. 76);  
(1) presente (Morales & Marinoni 2009: Fig. 77).
38. **Anepisterno anterior, cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
39. **Anepisterno posterior, superfície dorsoventral:**  
(0) simples;  
(1) com carena (Fig. 39).
40. **Catepisterno, cerdas, distribuição:**  
(0) uniforme, por toda a superfície;  
(1) em duas porções, uma ventral e outra dorsal.
41. **Esclerito subalar, ampula, tamanho:**  
(0) reduzido;  
(1) alargado (Figs 39, 76).
42. **Esclerito subalar, ampula, cor do tegumento:**  
(0) alaranjada (Morales & Marinoni 2009: Fig. 126A);  
(1) marrom-escura a preta (Fig. 76; Morales & Marinoni 2009: Figs 124A e B).
43. **Plúmula, comprimento:**  
(0) curto (Hippa & Ståhls 2005: Fig. 20E-g);  
(1) longo (Figs 39, 76; Hippa & Ståhls 2005: Figs 20C-g, 20D-g).
44. **Plúmula, cor:**  
(0) branca a amarelada (Morales & Marinoni 2009: Figs 124B, 126B);  
(1) marrom (Fig. 76; Morales & Marinoni 2009: Fig. 125B).

45. \* **Calo pós-alar, superfície anterodorsal, cerdas:**  
(0) ausentes (Fig. 39);  
(1) presentes.
46. **Calo pós-alar, borda anterodorsal, metade anterior, tufo de cerdas:**  
(0) ausente;  
(1) presente. (Thompson 2003: Fig. 5)
47. \* **Calo pós-alar, borda anterodorsal, metade posterior, longas cerdas:**  
(0) ausentes (Fig. 39);  
(1) presentes.
48. \* **Parede pós-alar, cerdas:**  
(0) ausentes (Fig. 39);  
(1) presentes.
49. **Anepímero dorsomedial, cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
50. **Anepímero posterior, cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
51. **Catepímero, cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
52. **Mero, cerdas laterais ao espiráculo:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
53. **Metaepisterno, cerdas ventroanteriores ao espiráculo:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
54. **Metaepisterno, cerdas ventroposteriores ao espiráculo:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
55. \* **Ponto de confluência entre o metasterno e metaepisterno, cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
56. \* **Metaepímero, metade superior, cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
57. **Metasterno, desenvolvimento:**  
(0) subdesenvolvido (Fig. 84);  
(1) intermediário (Fig. 83);  
(2) bem desenvolvido (Fig. 82).

**58. Metasterno, cerdas:**

- (0) ausentes;
- (1) presentes

**59. Espiráculo metatorácico, cor das cerdas:**

- (0) branca a amarelada;
- (1) marrom.

**60. Espiráculo metatorácico, margem posterodorsal, cerdas longas:**

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

As cerdas que cobrem a abertura espiracular são bastante peculiares, formando uma espécie de franja com muitas ramificações. As cerdas longas na margem posterodorsal do espiráculo metatorácico são facilmente distinguidas da franja ramificada, pois têm estrutura simples e são muito mais longas. Este caráter é pela primeira vez examinado nos estudos filogenéticos de Syrphidae.

**61. Espiráculo metatorácico, posição:**

- (0) exposto em vista lateral (Fig. 39; Hippa & Ståhls 2005: Figs 20C-d, 20D-d);
- (1) direcionado posteriormente (Hippa & Ståhls 2005: Fig. 20E-d).

**62. Espiráculo metatorácico, tamanho:**

- (0) reduzido;
- (1) mediano (Fig. 39);
- (0) alargado na metade superior.

**63. Escutelo, superfície, sulco medial:**

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 74).

**64. Escutelo, superfície, depressão marginal:**

- (0) ausente;
- (1) presente (Fig. 79).

**65. Escutelo, franja subescutelar:**

- (0) ausente;
- (1) presente.

**66. Escutelo, franja subescutelar, distribuição das cerdas:**

- (0) apenas na superfície basal;
- (1) em toda a superfície;
- (-) inaplicável quando a franja subescutelar for ausente [caráter 65(0)].

**67. Antetergito, fusão ao primeiro tergo:**

- (0) fusionado apenas na margem anterior;
- (1) completamente fusionado.

**PERNAS**

---

- 68. Mesocoxa, superfície posteroventral, cerdas longas:**  
(0) ausentes (Marcos-García *et al.* 2007: Figs 3, 4);  
(1) presentes (Marcos-García *et al.* 2007: Figs 1, 2).
- 69. Fêmur, superfície anterobasal, conjunto circular de cerdas, tipo das cerdas:**  
(1) indiferenciadas das demais cerdas;  
(1) espiniformes (Fig. 61).
- 70. Metafêmur, forma:**  
(0) estreito (Morales & Marinoni 2009: Fig. 128);  
(1) robusto (Fig. 61, 86, 87; Morales & Marinoni 2009: Figs 80–90, 127).
- 71. Metafêmur, superfície ventral, cerdas espiniformes:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes (Fig. 61).
- 72. Metafêmur, superfície anteroventrobasal:**  
(0) simples (Fig. 61);  
(1) com projeção laminar (Marcos-García *et al.* 2007: Figs 9–14).
- 73. Metatíbia, superfície basoventral, linha de macrocerdas espiniformes:**  
(0) ausente (Morales & Marinoni 2009: Fig. 117);  
(1) presente (Fig. 61; Morales & Marinoni 2009: Fig. 118).
- 74. Metatíbia, superfície basoventral, forma:**  
(0) plana;  
(1) quilhada (Fig. 61).
- 75. Metatíbia, ápice, projeção ventral, forma:**  
(0) côncava (Morales & Marinoni 2009: Figs 103–106).  
(1) sutilmente aguda (Fig. 61);  
(2) acentuadamente aguda (Morales & Marinoni 2009: Fig. 95).
- 76. Metatíbia, ápice, projeção anterior, forma:**  
(0) arredondada;  
(1) acentuadamente aguda (Morales & Marinoni 2009: Figs 103–106).
- 77. Metatíbia, ápice, projeção posterior, forma:**  
(0) arredondada;  
(1) acentuadamente aguda.
- 78. Metabasitarso, superfície ventrobasal, tufo de sensilas:**  
(0) ausente;  
(1) presente (Fig. 102).
- 79. Metabasitarso, forma:**  
(0) similar aos demais metatarsos;  
(1) alargado (Fig. 102).

## ASA

- 80. Membrana, pigmentação:**  
(0) hialina (Figs 92, 95, 98, 99);  
(1) maculada (Figs 93, 94, 100);  
(2) 2/3 pigmentada (Figs 96, 97, 101);  
(3) completamente pigmentada.
- 81. Membrana, microtríquias, distribuição (exceto na álula):**  
(0) apenas sobre as veias;  
(1) esparsa por toda a superfície;  
(2) esparsa na metade basal e densamente microtrícica na metade apical;  
(3) densamente microtrícica na metade basal;  
(4) densamente microtrícica por toda a superfície.
- 82. Membrana, textura além das veias transversais marginais:**  
(0) lisa (Fig. 85);  
(1) ondulada (Fig. 86).
- 83. Álula, microtríquias, distribuição:**  
(0) apenas em estreita faixa da borda anterior;  
(1) esparsa por toda a superfície;  
(2) densa por toda a superfície.
- 84. Álula, tamanho relativo à célula bm:**  
(0) mais estreita ou igual (Fig. 94);  
(1) mais larga (Figs 91–93, 95–101).
- 85. Veia C, cerdas, distribuição até o nível da veia h:**  
(0) por toda a superfície;  
(1) dispostas em linha ventral e dorsal.
- 86. Veia sc-r:**  
(0) ausente (Figs 96, 97, 100);  
(1) vestigial (Figs 92–94, 98, 99, 101);  
(2) presente (Fig. 91, 95).
- 87. Pterostigma:**  
(0) ausente (Figs 94, 95, 98, 99, 101);  
(1) presente (Figs 92, 93, 96, 97, 100).
- 88. Célula r<sub>1</sub>, tipo:**  
(0) aberta (Figs 92, 94–96, 100, 101);  
(1) fechada (Figs 91, 93, 97–99).
- 89. Célula r<sub>1</sub>, pecíolo, comprimento relativo à veia h:**  
(0) mais curto (Fig. 91);  
(1) tão longo quanto, ou mais longo (Figs 93, 97–99);  
(–) inaplicável quando a célula r<sub>1</sub> for aberta [caráter 88(0)].

90. **Veia  $R_{2+3}$ , ponto distal, distância do ponto distal de  $R_1$  relativa à distância do ponto distal de  $R_{4+5}$   $M_1$ :**  
 (0) mais curta (Fig. 96);  
 (1) tão longa quanto, ou mais longa (Figs 92, 94, 95);  
 (-) inaplicável quando a célula  $r_1$  for fechada [caráter 89(1)].
91. **Veia  $R_{2+3}$ , porção apical, forma:**  
 (0) sutilmente curvada (Figs 92, 94–101);  
 (1) acentuadamente curvada (Fig. 93).
92. **Veia  $R_s$ , superfície dorsal, cerdas:**  
 (0) ausentes;  
 (1) presentes (Fig. 91).
93. **Veia  $R_{4+5}$ , forma:**  
 (0) reta, ou sutilmente curvada (Figs 92–94, 100);  
 (1) acentuadamente curvada em direção ao interior da célula  $r_{4+5}$  (Figs 91, 95–99, 101).
94. **Veia  $R_{4+5}$ , pecíolo direcionado ao interior da célula  $r_{4+5}$ :**  
 (0) ausente (Figs 91–101);  
 (1) presente.
95. **Veia  $R_{4+5}$   $M_1$ , comprimento relativo à veia h:**  
 (0) mais curta (Figs 91, 92, 96, 98, 99);  
 (1) tão longa quanto, ou mais longa (Figs 93 – 95, 97, 100, 101).
96. **Veia  $M_1$ , ângulo externo formado pela união de seu ponto distal à veia  $R_{4+5}$ :**  
 (0) obtuso (Figs 91, 92, 94, 96–101);  
 (1) agudo (Figs 93, 95).
97. **Veia  $M_2$ :**  
 (0) ausente (Fig. 91, 93–101);  
 (1) presente (Fig. 92).
98. **Veia r-m, posição relativa à célula dm:**  
 (0) basal (Figs 92, 93);  
 (1) medial (Figs 95, 98–101);  
 (2) distal (Figs 94, 96, 97).
99. **Veia r-m, ápice anterior, posição relativa ao eixo basal/apical da asa:**  
 (0) basal (Figs 92, 94, 96, 97, 100);  
 (1) medial (Figs 93, 95, 98, 99, 101).
100. **\* Veia r-m, forma:**  
 (0) reta;  
 (1) curvada (Figs 91–101).
101. **Veia bm-cu, comprimento relativo à seção basal da célula  $CuA_1$ :**  
 (0) mais curta;  
 (1) tão longa quanto, ou mais longa (Figs 91–101).

- 102. \* Veia bm-cu, ápice anterior, posição relativa ao eixo basal/apical da asa:**  
(0) basal (Figs 92, 94, 95);  
(1) medial (Figs 93, 96, 97, 99, 100);  
(2) apical (Figs 98, 101).
- 103. \* Veia bm-cu, forma:**  
(0) reta ou sutilmente curvada (Figs 92–97, 99–101);  
(1) com duas curvaturas apicais (Figs 91, 98).
- 104. Veia dm-cu, posição relativa à veia M<sub>1</sub>:**  
(0) disjunta (Figs 92–94, 100);  
(1) contígua (Figs 91, 95–99, 101).
- 105. Veia espúria, tipo:**  
(0) como uma dobra sem esclerotização (Fig. 93);  
(1) sutilmente esclerotizada (Figs 92, 94–98, 100, 101);  
(2) densamente esclerotizada (Fig. 99).
- 106. Veia CuA<sub>1</sub>, extensão além do ponto de bifurcação com a veia dm-cu:**  
(0) ausente (93, 95, 96, 98, 99);  
(1) presente (Figs 91, 92, 94, 97, 100, 101).
- 107. Veia CuP, comprimento:**  
(0) curta (Figs 98, 99);  
(1) média (Fig. 101);  
(2) longa (Figs 91–97, 100).
- 108. \* Veia A<sub>1</sub>, forma:**  
(0) sutilmente curvada ventralmente (Figs 92, 94–96, 100);  
(1) conspicuamente curvada ventralmente (Figs 91, 97–99, 101);  
(2) reta (Fig. 93).
- 109. Veia A<sub>1</sub>+CuA<sub>2</sub>, forma:**  
(0) sutilmente curvada (Figs 91–94, 96–101);  
(1) angulada (Fig. 95).
- 110. Calíptra, lobo ventral, cerdas dorsais, comprimento:**  
(0) reduzido (Fig. 80);  
(1) longo (Fig. 81).

#### ABDÔMEN

---

- 111. Tergo I, região posteromedial, comprimento relativo ao comprimento do antetergito:**  
(0) mais curto, reduzido a uma linha estreita;  
(1) tão longo quanto, ou mais longo.
- 112. Tergo II, largura da margem posterior relativa à margem posterior do tergo III:**  
(0) mais larga (Figs 88, 90, 106);  
(1) igual ou mais estreita (Figs 89, 107).

113. \* **Tergo III, cerdas, direção:**  
(0) em ângulo reto com a superfície do tergo;  
(1) inclinadas posteriormente.
114. **Tergo V (macho), posição:**  
(0) pré-abdominal (Fig. 106);  
(1) pós-abdominal.
115. \* **Esterno II, esclerotização:**  
(0) incompleta;  
(1) completa.
116. \* **Esterno IV (macho), margem posterior, forma:**  
(0) reta;  
(1) entalhada (Figs 108, 109).
117. \* **Esterno IV (macho), margem posterior, dois tufos de cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
118. **Esterno VIII (macho), tamanho:**  
(0) mediano (Fig. 103);  
(1) alargado (Fig. 104);  
(2) acentuadamente desenvolvido (Fig. 105).

#### **GENITÁLIA DO MACHO**

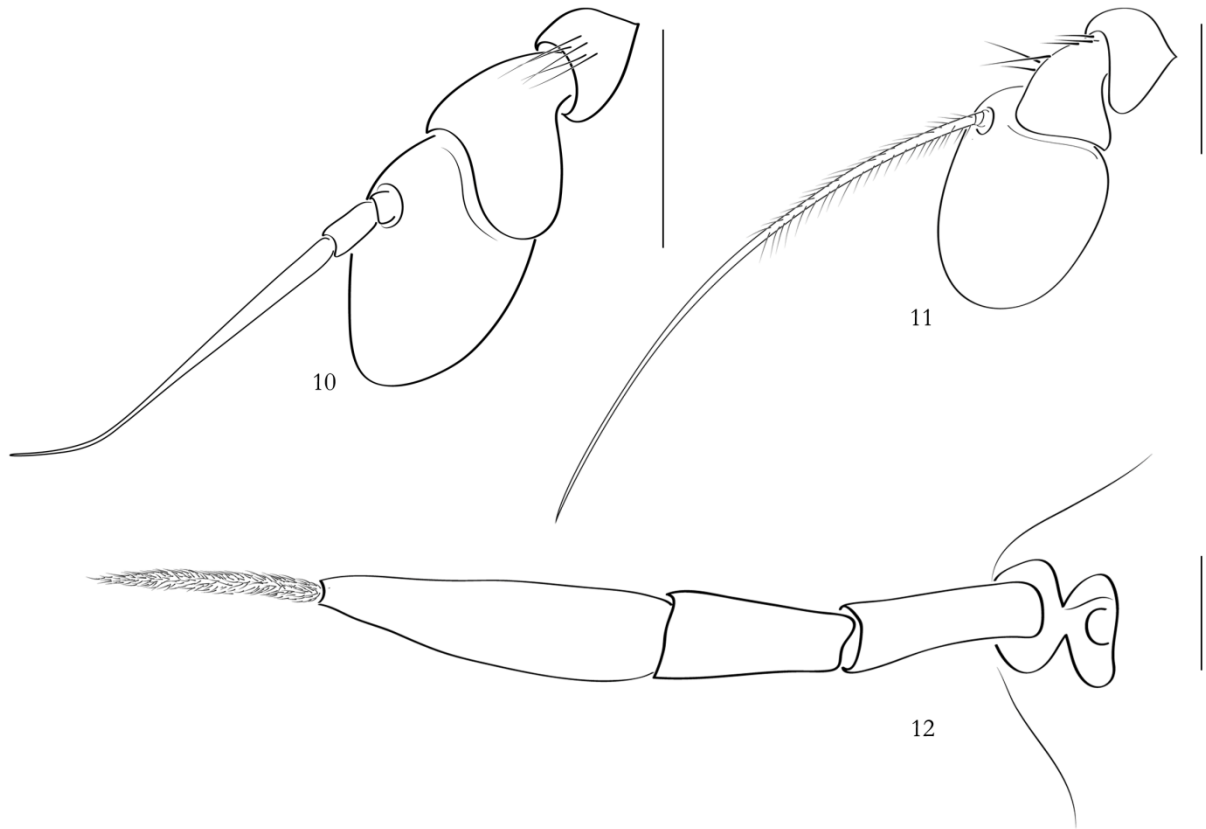
---

119. **Epândrio, medida da porção infranterior relativa à medida da concavidade supranterior:**  
(0) mais curta (Fig. 110);  
(1) similar (Fig. 111);  
(2) mais longa (Fig. 112).
120. **Cercos (em vista lateral), forma:**  
(0) margem ventral e dorsal similares (Fig. 110);  
(1) triangular (Fig. 111);  
(2) muito alongada ventralmente (Fig. 114).
121. **Surstilos, simetria:**  
(0) simétricos;  
(1) assimétricos (Fig. 112).
122. \* **Surstilos, apódema surstilar, superfície ventral, cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
123. \* **Surstilos, apódema surstilar, superfície mediana, forma:**  
(0) reta;  
(1) projetada (Fig. 114).

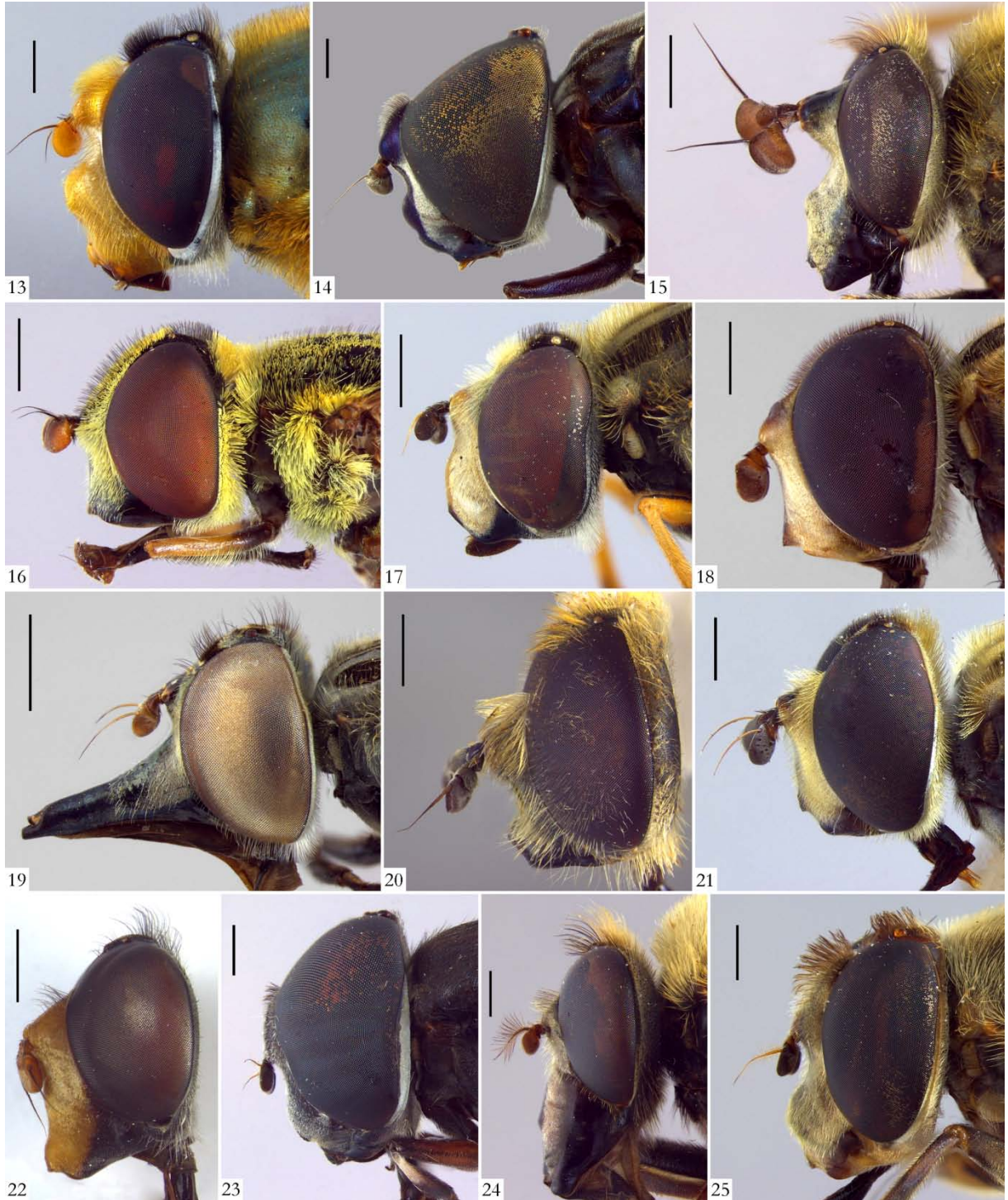
- 124. Hipândrio, parâmero:**  
(0) fusionado ao hipândrio;  
(1) articulado com o hipândrio.
- 125. Hipândrio, ctenídio:**  
(0) ausente;  
(1) presente (Morales & Marinoni 2009: Figs 187, 189).
- 126. Hipândrio, metade apical, forma:**  
(0) alongado (Morales & Marinoni 2009: Figs 175–179);  
(1) curto.
- 127. \* Hipândrio, metade infraventral, cerdas:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes.
- 128. Edeago, lobo:**  
(0) indistinto (Fig. 119);  
(1) projetado posteriormente – como em *Eristalis* (Figs 120, 121);  
(2) projetado lateralmente – como em *Parhelophilus* (Fig. 122).
- 129. Edeago, superfície dorsal, macrocerdas proeminentes:**  
(0) ausentes;  
(1) presentes (Fig. 113).
- 130. \* Edeago, apódema edeagal, superfície ventral, forma:**  
(0) simples (Figs 120–122);  
(1) medialmente projetada (Fig. 119).
- 131. Edeago, processo ejaculatório:**  
(0) indistinto (Figs 119, 121);  
(1) alongado anteriormente (Fig. 122);  
(2) alongado posteriormente (Fig. 120).
- 132. Saco espermático, cerdas alongadas:**  
(0) ausentes (Fig. 115);  
(1) presentes (Figs 116–118).
- 133. Apódema ejaculatório, forma:**  
(0) em forma de guarda-chuva (Fig. 118);  
(1) em forma de lâmina (Fig. 117);  
(2) em forma de cálice (Fig. 116);  
(3) em forma de pêndulo (Fig. 121);  
(4) em forma de cálice laminar (Fig. 115).
-



FIGURAS 1–9. Cabeça, vista anterior: (1) *Dolichogyna chiliensis*, macho; (2) *Eristalinus multifarius*, fêmea; (3) *Habromyia chrysotaenia*, macho; (4) *Meromacrus auriferus*, fêmea; (5) *Parbelophilus frutetorum*, macho; (6) *Phytomyia crassa*, macho; (7) *Sericomyia bombiformis*, macho; (8) *Simoides crassipes*, macho; (9) *Copestylum spinithorax*, macho. Escala: 1 mm.



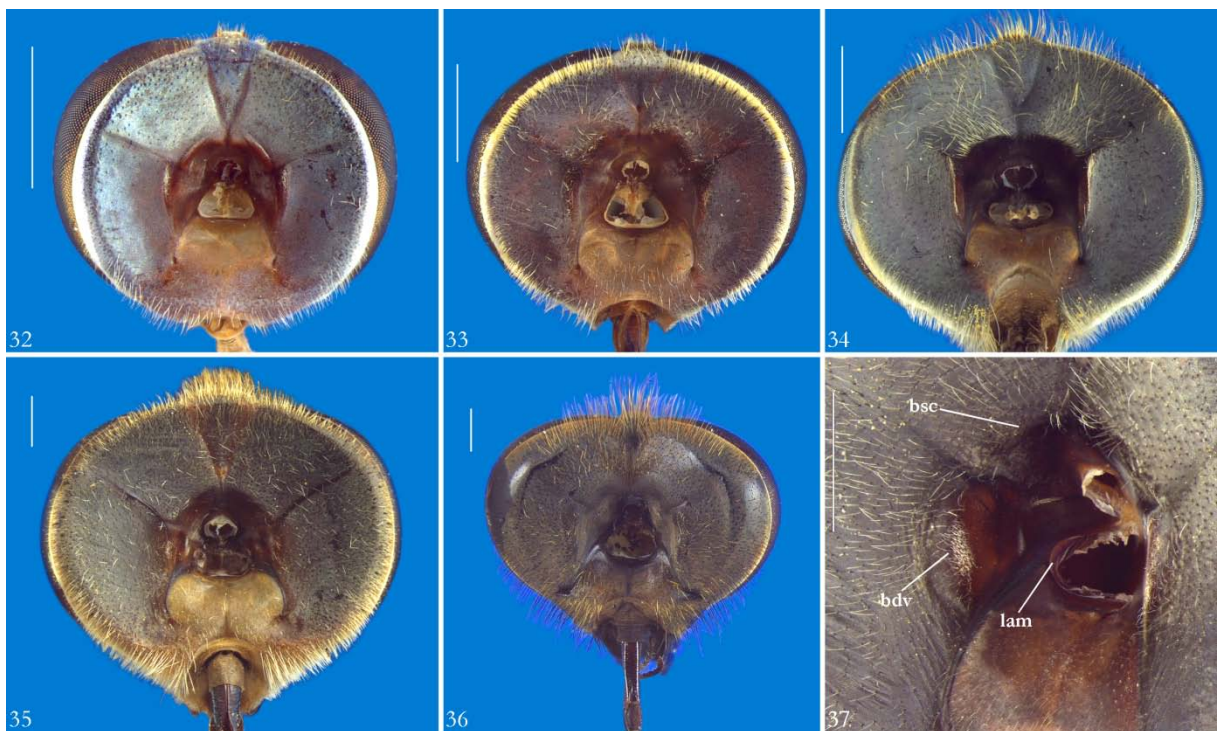
FIGURAS 10–12. Antena, vista lateral: (10) *Merodon equestris*; (11) *Kertesziomyia violascens*; (12) *Callicera aenea*. Escala: 0,5 mm.



FIGURAS 13–25. Cabeça, vista lateral: (13) *Austalis pulchella*, macho; (14) *Axona chalcopyga*, macho; (15) *Criorhina asilica*, macho; (16) *Dissoptera heterothrix*, fêmea; (17) *Helophilus trivittatus*, macho; (18) *Keda conclusa*, fêmea; (19) *Lycastirrhyncha nitens*, macho; (20) *Merodon equestris*, macho; (21) *Mesembrius madagascariensis*, macho; (22) *Orthoprosopa grisea*, macho; (23) *Phytomia crassa*, macho; (24) *Sericomyia bombiformis*, macho; (25) *Simoides crassipes*, macho. Escala: 1 mm.



FIGURAS 26–31. Cabeça, vista dorsal: (26) *Axona chalcopyga*, macho; (27) *Criorhina asilica*, macho; (28) *Dolichogyna chiliensis*, macho; (29) *Helophilus trivittatus*, macho; (30) *Sericomyia bombiformis*, macho; (31) *Simoides crassipes*, macho. Escala: 1 mm.



FIGURAS 32–37. Cabeça, vista posterior: (32) *Digulia kocki*, fêmea; (33) *Meromacrus nectarinoides*, macho; (34) *Palpada doris*, macho; (35) *Simoides crassipes*, macho; (36) *Sericomyia bombiformis*, macho; (37) *Phytomyia chrysoptera*, macho. bdv: bulbo dorsoventral; bsc: bulbo supracervical; lam: lamela. Escala: 1 mm.

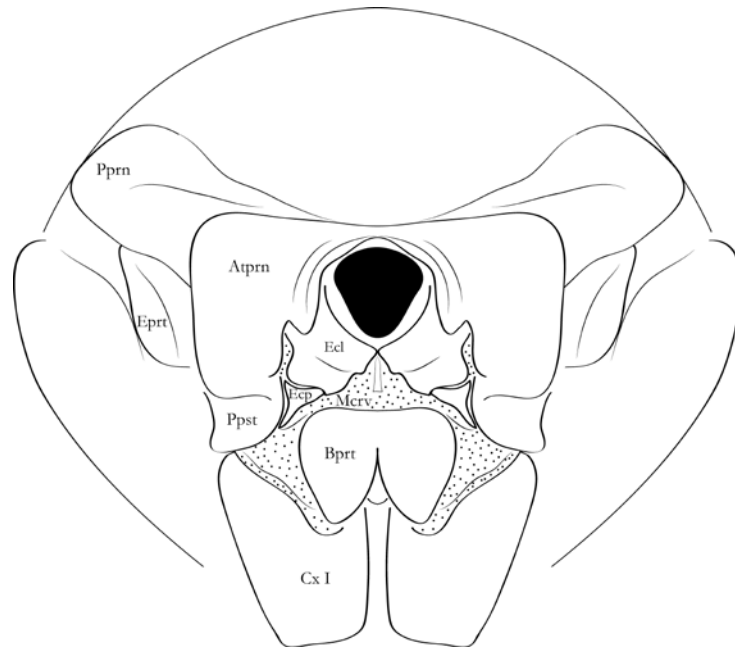


FIGURA 38. Esquema dos escleritos torácicos anteriores. Atpn: antepronoto; Bprt: basisterno pró-torácico; Cx I: procoxa; Ecl: esclerito cervical lateral; Ecp: esclerito cervical posterior; Eprt: espiráculo protorácico. Merv: membrana cervical; Pprn: pós-pronoto; Ppst: pró-episterno. As partes pontuadas são regiões membranosas.

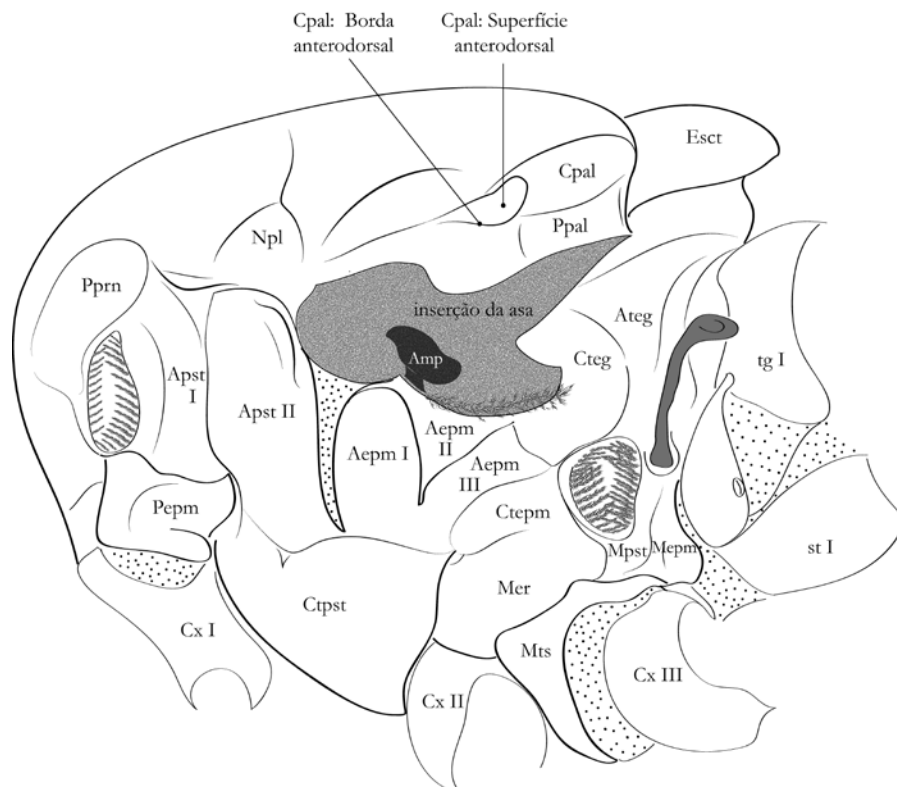
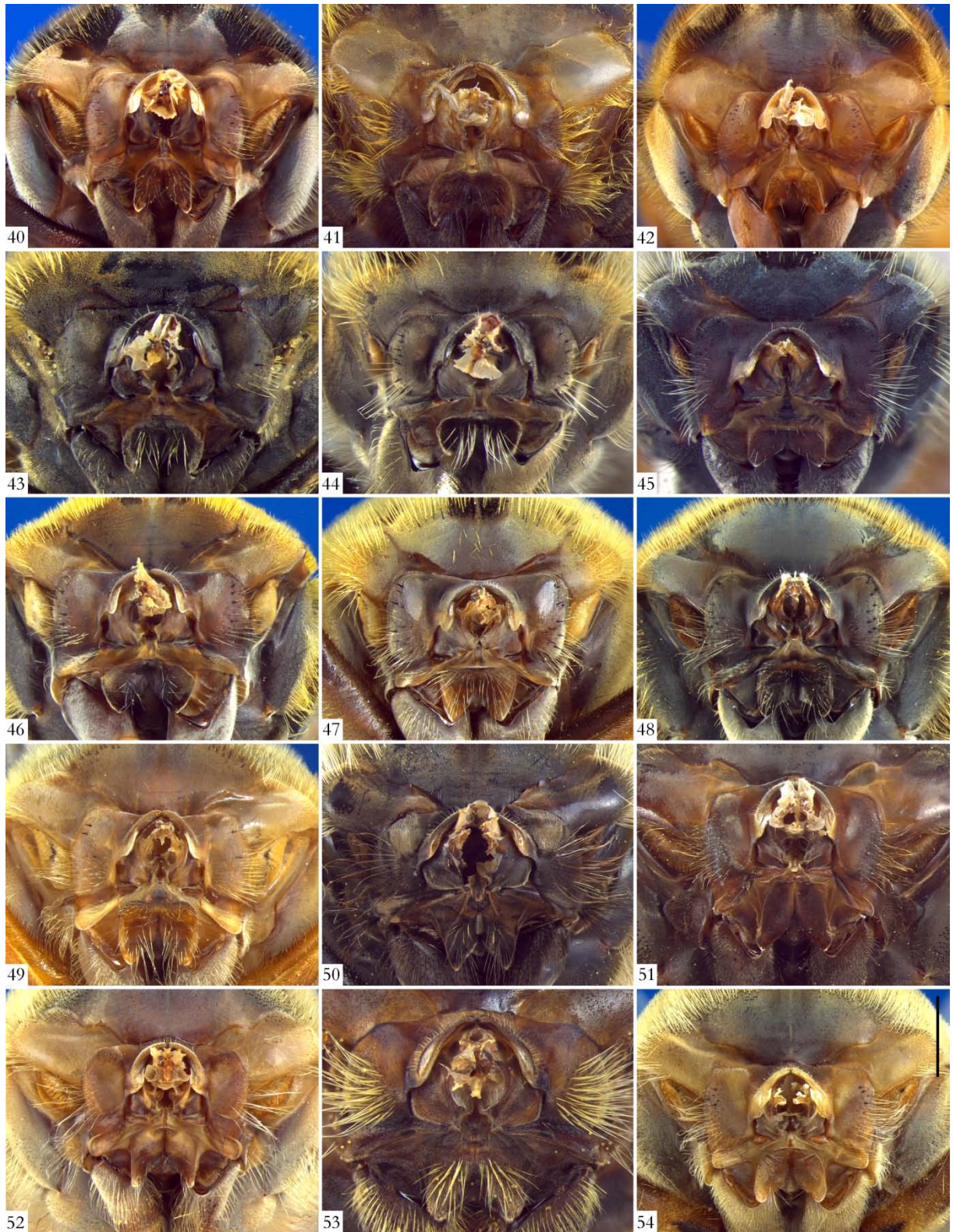


FIGURA 39. Esquema dos escleritos torácicos, vista lateral. Aepm I: anepímero anterior; Aepm II: anepímero dorsomedial; Aepm III: anepímero posterior; Amp: ampula; Apst I: anepisteno anterior; Apst II: anepisteno posterior; Ateg: anatergo; Cpal: calo pós-alar; Cteg: catatergo; Ctepm: catepímero; Ctpst: catepisterno; Cx I: procoxa; Cx II: mesocoxa; Cx III: metacoxa; Esc: escutelo; Mepm: metaepímero; Mer: mero; Mpst: metaepisterno; Mts: metasterno; Npl: notopleura; Pcpm: proepímero; Ppal: parede pós-alar; Pprn: pós-pronoto; st I: esterno I; tg I: tergo I. As partes pontuadas são regiões membranosas.



FIGURAS 40–54. Escleritos torácicos anteriores. (40) *Austalis resoluta*; (41) *Copestylum spinithorax*; (42) *Kertesziomyia conducta*; (43) *Lejops cooleyi*; (44) *Lejops vittatus*; (45) *Lycastriirhyncha nitens*; (46) *Meromacrus auriferus*; (47) *Mesembrius peregrinus*; (48) *Palpada doris*; (49) *Palpada vinetorum*; (50) *Pararctophila oberthuri*; (51) *Phytomia chrysopyga*; (52) *Phytomia errans*; (53) *Sericomyia superbiens*; (54) *Simoides crassipes*. Escala: 1 mm.



FIGURAS 55–60. Escleritos torácicos anteriores. Forma da margem anterodorsal do Antepronoto, vista lateral: (55) simples, *Lycastirrhyncha nitens*; (56) com uma proeminência curvada, *Mesembrius capensis*; (57) com duas proeminências curvadas, *Phytomyia errans*; (58) simples, *Sericomyia superbiens*. Distância entre a margem anterodorsal do antepronoto e o escuto, vista dorsal: (59) tão longo quanto o comprimento da dobra da margem anterodorsal, *Sericomyia superbiens*; (60) mais longo que o comprimento da dobra da margem anterodorsal, *Orthoprosopa grisea*. Escala: 1 mm.

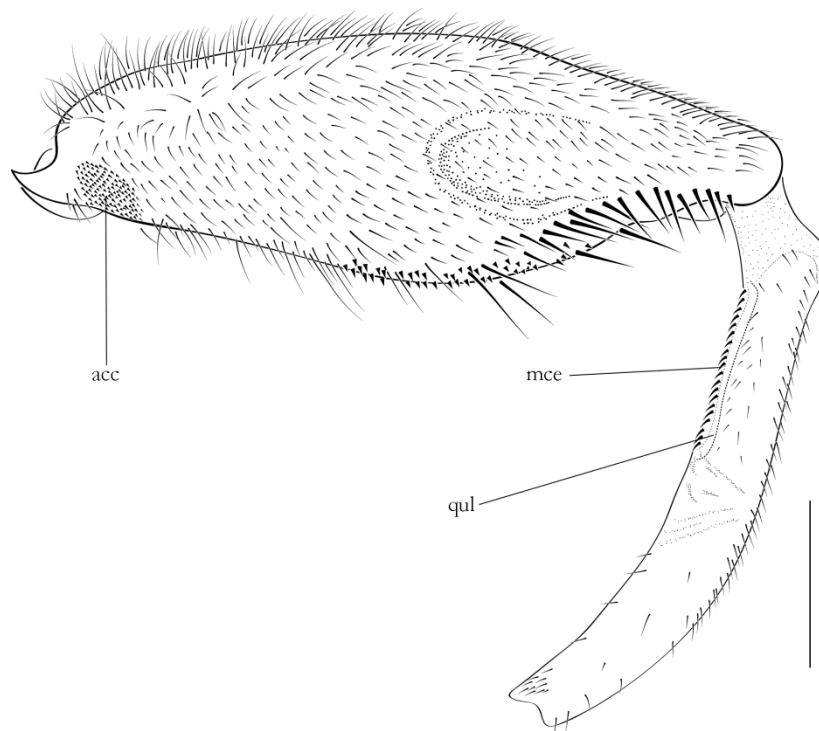
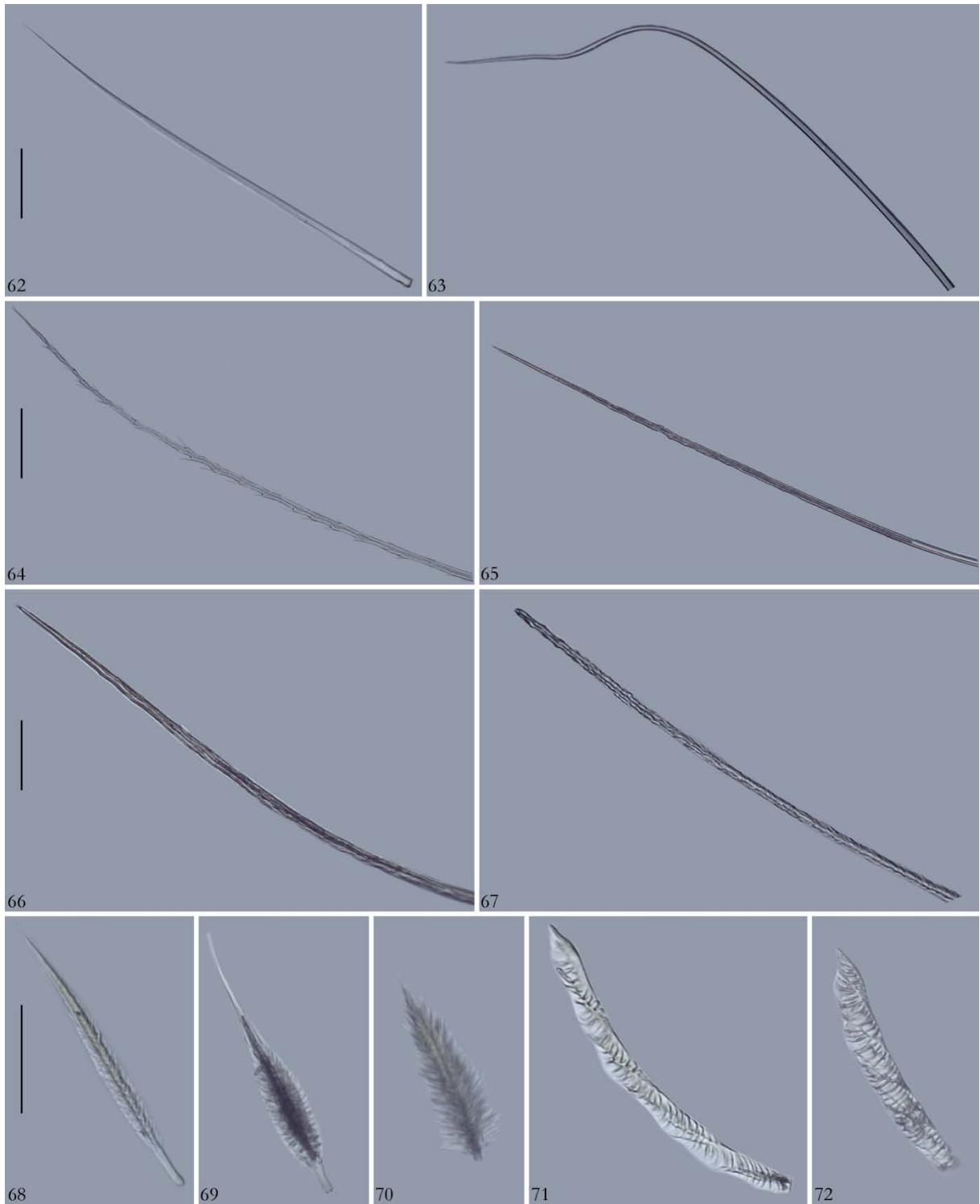


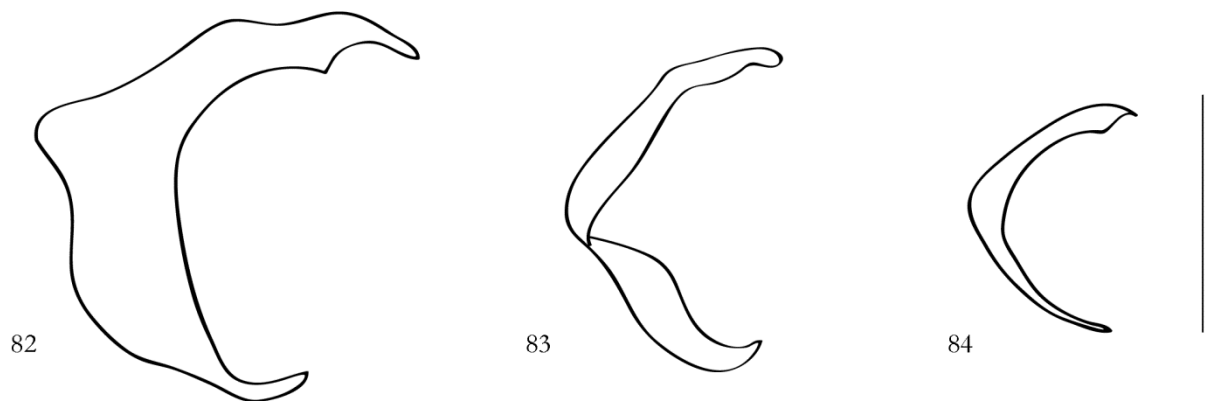
FIGURA 61. Perna posterior, vista anterior. *Palpada doris*, macho. acc: conjunto circular de cerdas; mce: macrocerdas espiniformes; quil: quilha. Escala: 1 mm.



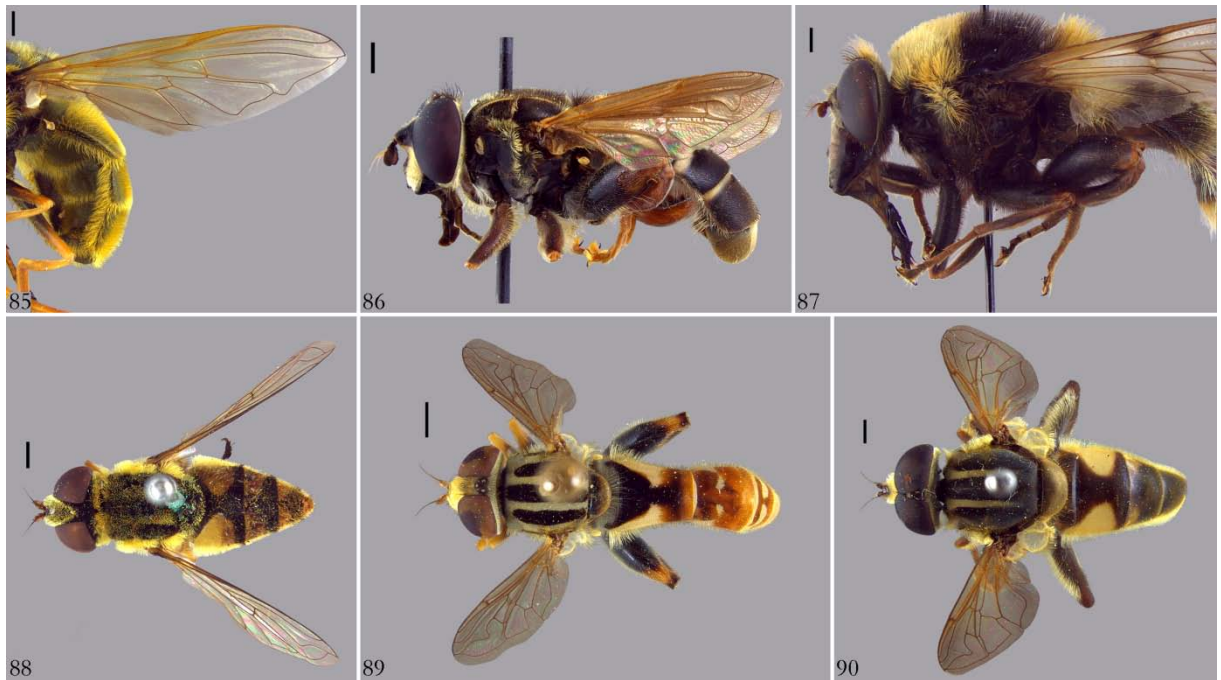
FIGURAS 62–72. Estrutura das cerdas torácicas. Simples: (62) *Habromyia chrysotaenia*, (63) *Mesembrius peregrinus*. Ramificada: (64) *Eristalis tenax*. Irregular: (65) *Austalis pulchella*, (66) *Dolichogyna chiliensis*, (67) *Sericomyia bombiformis*. Plumosa: (68) *Habromyia chrysotaenia*, (69) *Habromyia lipoflava*, (70) *Lejops barbiellinii*. Espiralada: (71) *Meromacrus ghiliani*, (72) *Meromacrus auriferus*. Escala: 50  $\mu\text{m}$ .



FIGURAS 73–81. (73) padrão de manchas no tórax, *Austalis muscoides*; (74) escutelo com sulco medial, *Axona chalcopyga*; (75) detalhe do tórax, vista dorsal, *Copestylum spinithorax*; (76) detalhe do tórax, vista lateral, *Habromyia coeruleithorax*; (77) detalhe do tórax, vista dorsal, *Meromacrus cinctus*; (78) detalhe do escuto, *Senaspis haemorrhoea*; (79) escutelo com depressão marginal, *Senaspis haemorrhoea*. Lobo ventral da calíptra: (80) com cerdas dorsais reduzidas, *Senaspis haemorrhoea*; (81) com cerdas dorsais longas, *Callicera aenea*.



FIGURAS 82–84. Desenvolvimento do metasterno, vista lateral: (82) bem desenvolvido, *Senaspis apophysata*; (83) intermediário, *Sericomyia chalcopyga*; (84) subdesenvolvido, *Copestylum spinithorax*. Escala: 1 mm.



FIGURAS 85–90. Aspectos gerais. Vista lateral: (85) *Callicera aenea*, fêmea; (86) *Habromyia chrysotaenia*, macho; (87) *Sericomyia bombiformis*, macho. Vista dorsal: (88) *Dissoptera heterotbrix*, fêmea; (89) *Lejops chrysostomus*, macho; (90) *Mesembrius madagascariensis*, macho. Escala 1 mm.

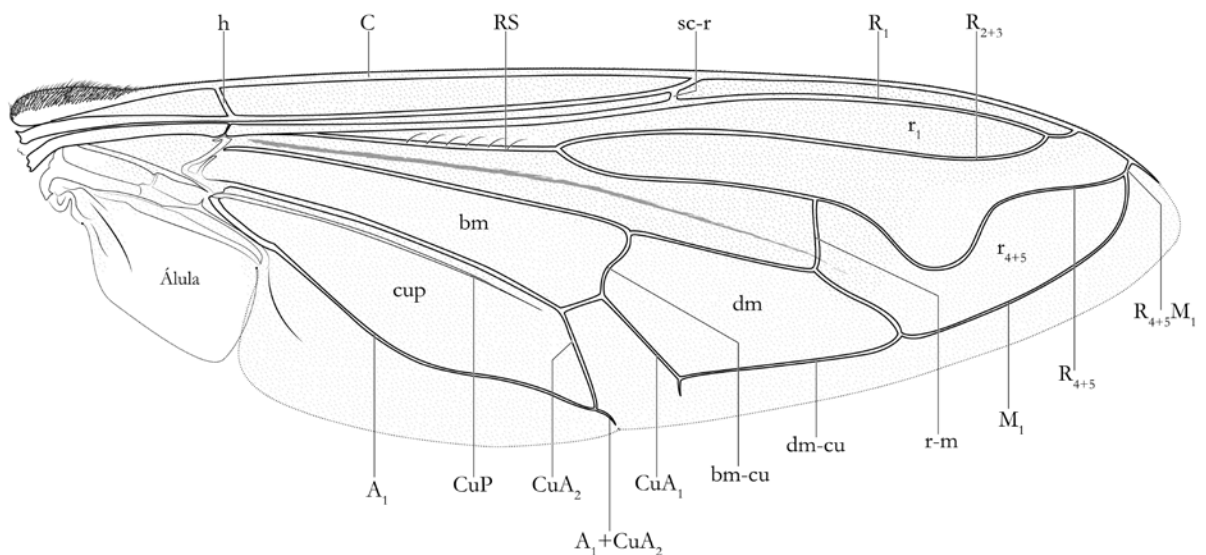
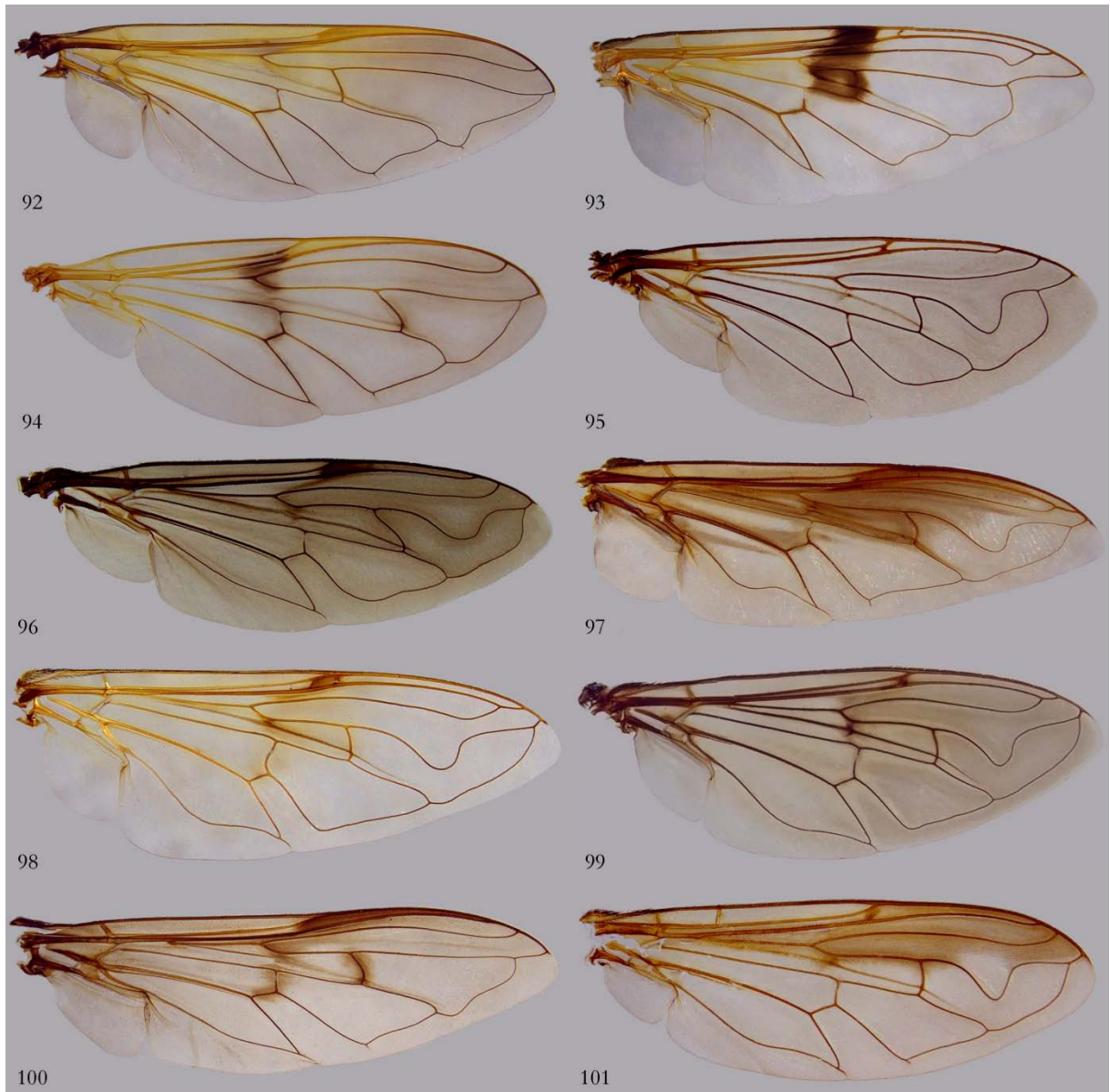


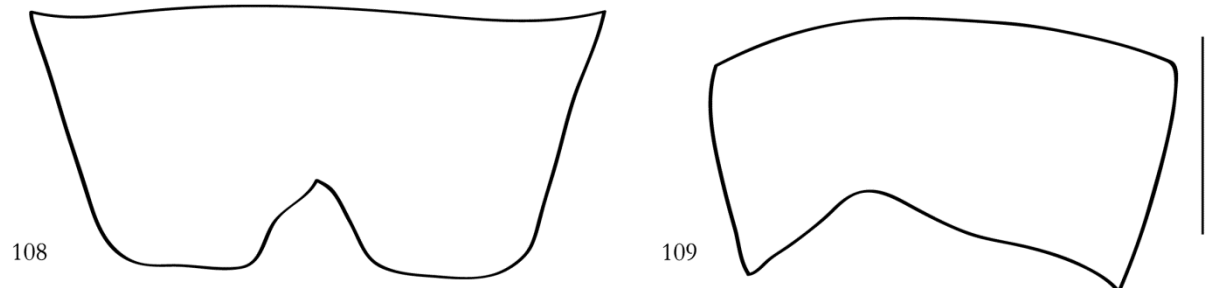
FIGURA 91. Veias e células de uma asa. *Senaspis apophysata*.



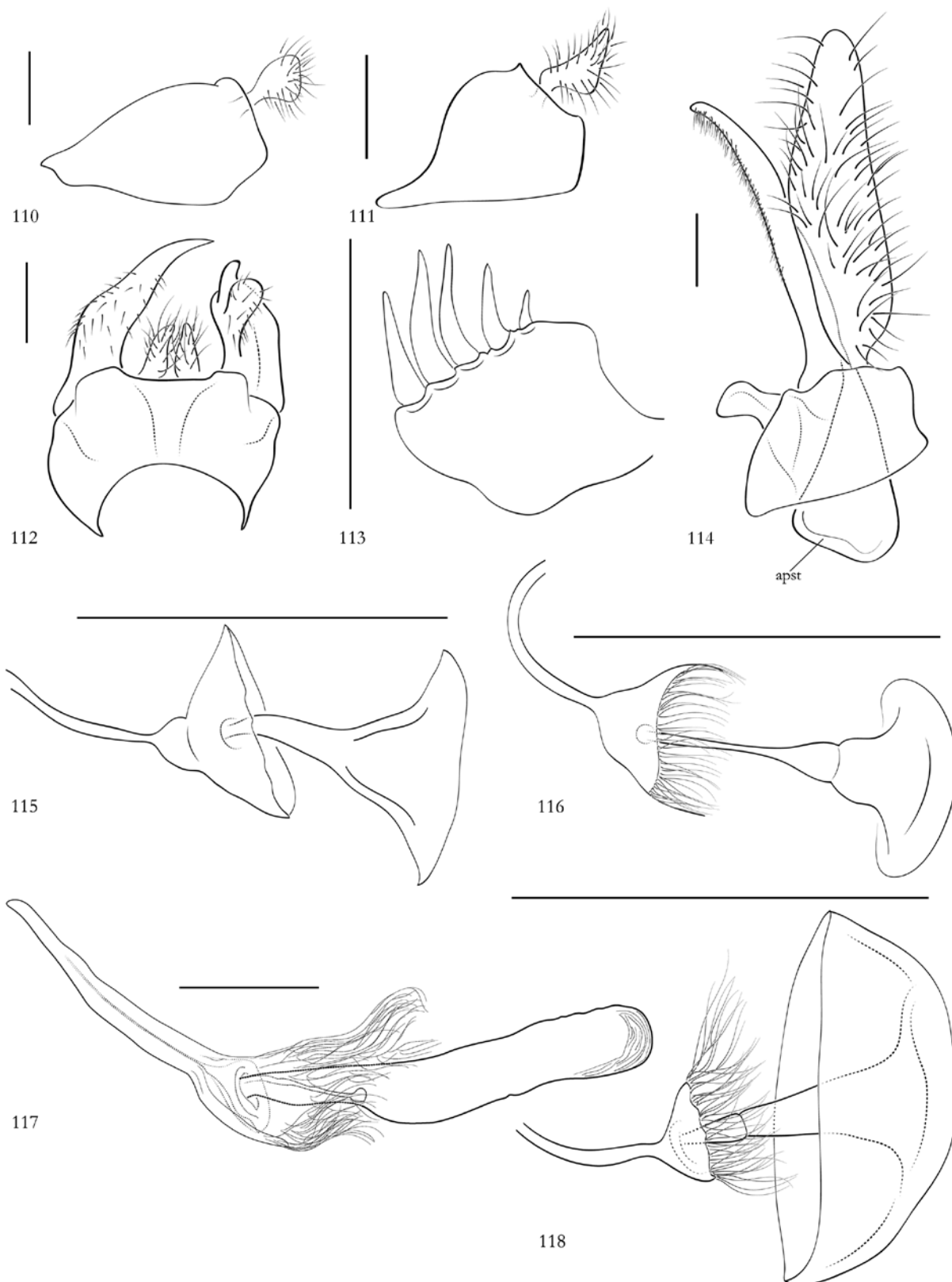
FIGURAS 92–101. Asa. Vista dorsal: (92) *Callicera aenea*; (93) *Copestylum spinithorax*; (94) *Criorbina asilica*; (95) *Merodon equestris*; (96) *Orthoprosopa grisea*; (97) *Axona chalcopyga*; (98) *Eristalis tenax*; (99) *Palpada furcata*; (100) *Pyritis kincaidii*; (101) *Quichuana pogonosa*.



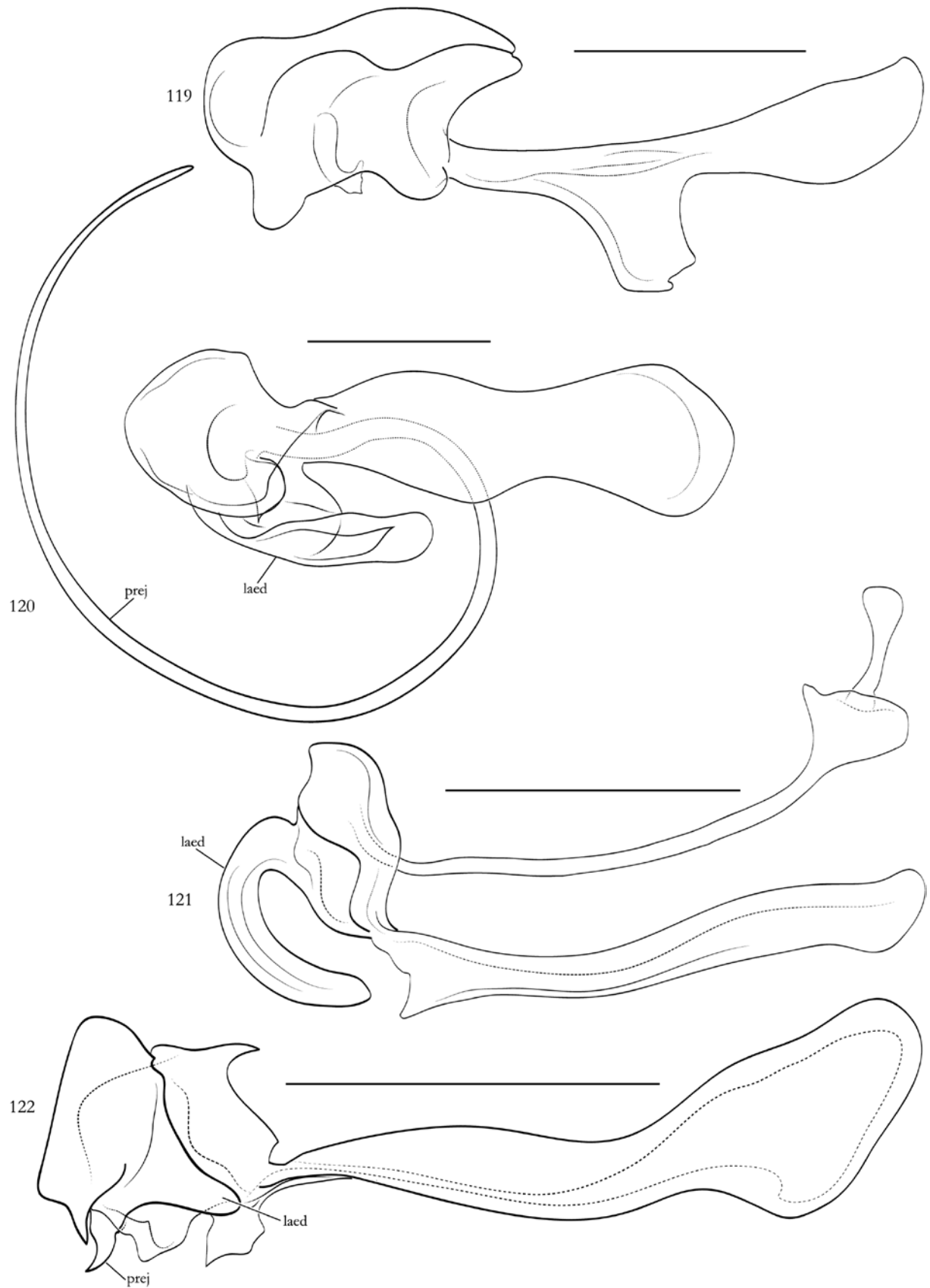
FIGURAS 102–107. (102) metabasitarso, superfície ventrobasal com tufo de cerdas, *Mesembrius capensis*. Esterno VIII, tamanho: (103) mediano, *Simoides crassipes*; (104) alargado, *Meromacrus cinctus*; (105) acentuadamente desenvolvido, *Mesembrius (Vadonimyia) discophorus*. Detalhe do abdômen: (106) *Syrphus ribesii*; (107) *Xylota sylvarum*. Escala 1 mm.



FIGURAS 108–109. Esterno IV, margem posterior entalhada: (108) *Merodon equestris*; (109) *Mesembrius capensis*. Escala 1 mm.



FIGURAS 110–118. Epândrio e cercos, vista lateral: (110) *Myathropa florea*; (111) *Parhelophilus frutetorum*. Epândrio, cercos e surstilos, vista ventral: (112) *Sericomyia chalcopyga*. Edeago: (113) *Dolichogyna chiliensis*. Epândrio, cercos, surstilos e hipândrio, vista lateral: (114) *Dolichogyna chiliensis*. Saco espermático e apódema ejaculatório: (115) *Helophilus campbelicus*; (116) *Mallota cimbiciformis*; (117) *Senaspis apophysata*; (118) *Orthoprosopa grisea*. apst: apódema surstilar. Escala 0,5 mm.



FIGURAS 119–122. Edeago e estruturas associadas: (119) *Sericomyia chalcopyga*; (120) *Meromacrus auriferus*; (121) *Eristalis bogotensis*; (122) *Parbelophilus frutetorum*. laed: lobo do edeago; prej: processo ejaculatório. Escala 0,5 mm.





TABELA IV. *Continuação*

	Pernas										Asa																									
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
	6	6	7	7	7	7	7	7	7	7	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8																
<i>Merodon equestris</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	4	1	2	1	1	2	0	0	-	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1			
<i>Syrphus phaeostigma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	0	1	1	0	-	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1		
<i>Syrphus ribesii</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	2	1	0	0	1	0	-	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1		
<i>Callicera aenea</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	2	1	1	1	1	0	-	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1		
<i>Callicera poultoni</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	2	1	1	1	1	0	-	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1		
<i>Copestylum spinithorax</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	-	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1		
<i>Ornidia obesa</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1		
<i>Criorhina asilica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	2	0	1	1	0	0	-	1	0	1	0	0	1	0	0	2	0	1	1	
<i>Orthoprosopa grisea</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	1	2	1	0	0	1	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	1	
<i>Xylota sylvarum</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	4	0	2	0	1	0	1	0	-	1	0	1	0	0	1	0	1	2	0	1	1	
<i>Austalis conjuncta</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0	1	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Austalis muscoides</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Austalis pulchella</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1	
<i>Austalis resoluta</i>	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Austalis rhina</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Austrophilus terraereginae</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	2	1	2	1	1	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Axona chalcopyga</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	0	1	1	0	1	1	1	-	0	1	1	0	1	0	0	2	0	1	1	
<i>Chasmomma femoratum</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	4	1	2	0	1	0	1	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	
<i>Chasmomma nigrum</i>	0	1	1	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	4	1	2	0	1	0	1	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Digulia kochi</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Dissoptera heterothrix</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	2	1	1	0	1	1	0	-	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Dolichogyna chiliensis</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	1	
<i>Dolichogyna picta</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	1	0	0	-	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	1	
<i>Eristalinus aeneus</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	
<i>Eristalinus megacephalus</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalinus multifarius</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	-	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalinus nigricans</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	
<i>Eristalinus sepulchralis</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalinus splendens</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	
<i>Eristalinus taeniops</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1	
<i>Eristalinus viridis</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	-	0	0	0	0	0	4	1	0	1	1	1	1	1	0	-	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalis arbustorum</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalis bogotensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	-	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalis cerealis</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	
<i>Eristalis circe</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	
<i>Eristalis dimidiata</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	-	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalis intricaria</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	-	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalis lineata</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	-	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalis stipator</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	-	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Eristalis tenax</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	-	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
<i>Habromyia chrysotaenia</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	2	4	1	2	1	1	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	2	1	1	1
<i>Habromyia coeruleithorax</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	1	0	1	1	1	0	0	-	0	0	1	1	1	0	0	0	2	1	1	1
<i>Habromyia lipoflava</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	1	0	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	1	1
<i>Habromyia sp.n.</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	1	0	1	1	1	0	0	-	0	0	1	1	0	1	0	0	2	1	1	1
<i>Helophilus antipodus</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	0	1	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1
<i>Helophilus campbellicus</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	0	1	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	1
<i>Helophilus cingulatus</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1	1
<i>Helophilus fasciatus</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	0	1	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Helophilus hectori</i>	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	0	1	0	-	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Helophilus pendulus</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	0	1	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Helophilus trivittatus</i>	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	4	1	2	1	1	0	1	0	-	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1
<i>Keda conclusa</i>	0	1	0	0	0</																															











## Análise de parcimônia

Para a análise com pesagem igual dos caracteres, ambos os esquemas de busca (*Traditional Search* e *New Technology Search*) sob os diferentes parâmetros aplicados, apresentaram os mesmos resultados: 12 árvores igualmente parcimoniosas, com 1233 passos, Índice de Consistência (Ci) 14 e Índice de Retenção (Ri) 66. A Figura 123 (pág. 54) mostra o consenso estrito dos cladogramas sob otimização não-ambígua.

Da mesma forma, na análise com pesagem implícita dos caracteres, ambos os esquemas de busca (*Traditional Search* e *New Technology Search*), sob os diferentes parâmetros aplicados, apresentaram os mesmos resultados em cada valor do  $k$  explorado. O número de topologias obtidas, número de passos e respectivos índices estão sumarizados na Tabela V.

TABELA V. Resumo das buscas por cladogramas igualmente parcimoniosos com os dois diferentes esquemas de pesagem aplicados aos caracteres.

Esquema de pesagem aos caracteres	Número de cladogramas	Número de passos	Índice de Consistência	Índice de Retenção	<i>Fit</i> Total
Igual	12	1233	14	66	58.04 – 5× 58.05 – 3× 58.06 – 4×
Implícita $k = 1$	1	1331	13	63	43.76
Implícita $k = 2$	1	1331	13	63	53.80
Implícita $k = 3$	2	1326	13	63	60.96
Implícita $k = 4$	1	1312	14	64	66.60
Implícita $k = 5$	1	1289	14	64	71.23
Implícita $k = 6$	2	1272	14	65	75.20
Implícita $k = 7$	2	1269	14	65	78.63
Implícita $k = 8$	2	1268	14	65	81.61
Implícita $k = 9$	4	1265	14	65	84.24
Implícita $k = 10$	2	1265	14	65	86.59
Implícita $k = 11$	2	1261	14	65	88.70
Implícita $k = 12$	1	1251	14	66	90.62
Implícita $k = 13$	1	1251	14	66	92.38
Implícita $k = 14$	1	1247	14	66	93.98
Implícita $k = 15$	1	1247	14	66	95.45

$k$ : índice de concavidade

Para os dois esquemas de pesagem, diversos grupos monofiléticos se mantiveram nas topologias obtidas (Tabela VI – pág. 53), no entanto, o relacionamento entre eles apresentou variação.

Ambas as pesagens, igual e implícita, dependem de diferentes percepções de como as homoplasias afetam a confiabilidade da topologia: ou de nenhuma forma, ou em algum grau. Considerar que as homoplasias não afetam a confiabilidade é um argumento muito forte

(Goloboff *et al.* 2008b). Assim, levando-se em consideração que nem todos os caracteres incluídos em uma análise cladística fornecem igualmente o mesmo sinal filogenético, optou-se neste estudo em se utilizar os resultados sob esquema de pesagem implícita dos caracteres para discussão.

Quanto menor o valor do  $k$  (tendendo a zero), maior será a diferença do ajuste (*fit*) entre caracteres com e sem passos-extras, resultando numa pesagem mais rigorosa e radical. Por outro lado, quanto maior o valor do  $k$ , menor será essa diferença, resultando numa pesagem cada vez mais próxima de uma pesagem igual (se  $k$  tendendo ao infinito) (Goloboff 1993). A aplicação de diferentes valores para  $k$  já foi experimentalmente estudada com bastante exatidão por Goloboff (1993, 1995) e por Turner & Zandee (1995), e em ambos os estudos não há nenhuma conclusão ou sugestão sobre qual seria o valor mais adequado a ser utilizado.

Recentemente, Goloboff *et al.* (2008b) sugeriram que se a monofilia de um grupo taxonômico não for suportada sob valores do  $k$  muito próximos, esta não deveria ser considerada como firmemente estabelecida, logo a necessidade de se explorar diferentes valores do  $k$ . Desta forma, somente aqueles grupos monofiléticos presentes nos resultados de todos os valores do  $k$  explorados deveriam ser considerados. Este tipo de ‘análise de sensibilidade’ deve ser usado para produzir conclusões mais conservativas e não como um critério para maximizar a resolução das topologias. Portanto, as topologias obtidas com os diferentes valores do  $k$  foram examinadas sob o ponto de vista de Goloboff *et al.* (2008b), optando-se por um valor do  $k$  intermediário.

TABELA VI. Clados conservados nas topologias obtidas com pesagem implícita sob diferentes valores do  $k$ . Os valores do  $k$  conectados pela letra ‘e’ resultaram na mesma topologia.

Clado	Valor do $k$											
	1 e 2	3	4	5	6	7	8	9 e 10	11	12 e 13	14 e 15	
( <i>Digulia</i> + <i>Chasmomma</i> )	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Eristalis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
( <i>Axona</i> + <i>Solenaspis</i> )	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>K.(Paramesembrius) (Kertesziomyia + Eristalinus)</i>	■		■	■	■	■	■	■	■	■		
<i>Mesembrius</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Austalis</i>			■	■	■	■	■					
(( <i>Simoides</i> + <i>Phytomia</i> ) ( <i>Palpada</i> <sup>1</sup> ))	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Quichuana</i>				■	■	■	■	■	■	■	■	■
( <i>Mallota apis</i> ( <i>Mallota</i> sp.nov. ( <i>Austrophilus</i> + <i>Habromyia chrysotaenia</i> )))					■	■	■	■	■			
( <i>Mallota cimbiciformis</i> + <i>M. klepsvika</i> )					■	■	■	■	■	■	■	■
( <i>Habromyia coeruleithorax</i> + <i>Habromyia</i> sp.nov.)	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
( <i>Senaspis</i> ( <i>Meromacroides</i> + <i>Meromacrus</i> ))				■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Senaspis</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Meromacrus</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Helophilus</i>		■	■		■	■	■					
( <i>Omyia</i> ( <i>Dolichogyna</i> ( <i>Lejops</i> <sup>2</sup> , <i>Parhelophilus</i> )))					■	■	■	■	■	■	■	■
( <i>Lejops</i> <sup>2</sup> , <i>Parhelophilus</i> )	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Dolichogyna</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

<sup>1</sup> o clado *Palpada* sempre aparece com a inclusão de *Lycastrihyncha*.

<sup>2</sup> o grupo *Lejops* não inclui *L. barbiellini*



FIGURA 123. Relações filogenéticas em Eristalini. Cladograma de consenso estrito dos 12 cladogramas igualmente parcimoniosos obtidos sob pesagem igual dos caracteres (1233 passos; Ci = 14; Ri = 66). Os números abaixo dos ramos indicam o valor do suporte de Bremer absoluto.



FIGURA 124. Relações filogenéticas em Eristalini. Cladograma de consenso estrito dos dois cladogramas igualmente parcimoniosos obtidos sob pesagem implícita dos caracteres,  $k = 6$  (1272 passos; Ci = 14; Ri = 65). Os números abaixo dos ramos indicam o valor do suporte de Bremer relativo (expressos em porcentagem).

### Hipótese filogenética para *Eristalini sensu lato*

A análise com pesagem implícita dos caracteres sob o valor do  $k = 6$  gerou dois cladogramas igualmente parcimoniosos com 1272 passos, Ci 14 e Ri 65. A Figura 124 (pág. anterior) mostra o consenso estrito destes dois cladogramas. O único relacionamento que varia entre as duas topologias é entre *Lejops (Anasimyia) interpunctus* (Harris, 1776) e *Lejops (Anasimyia) chrysostomus* (Wiedemann, 1830).

Todas as topologias obtidas neste estudo demonstraram que Eristalini, no sentido atual, não é um grupo monofilético e a classificação tradicional em três subtribos não é suportada. Isto confirma a necessidade de se propor uma nova classificação congruente com a hipótese filogenética para o grupo de estudo.

Sericomyiina não formou um grupo monofilético com as subtribos Eristaliina e Helophiliina (Fig. 125). A monofilia de Sericomyiina é suportada por três homoplasias e uma sinapomorfia, sendo esta a assimetria dos surstilos do macho [caráter 121(1)]. Entre as homoplasias, a presença de longas cerdas na metade posterior da borda anterodorsal do calo pós-alar [caráter 47(1)] é compartilhada apenas com as espécies de *Callicera* Panzer.

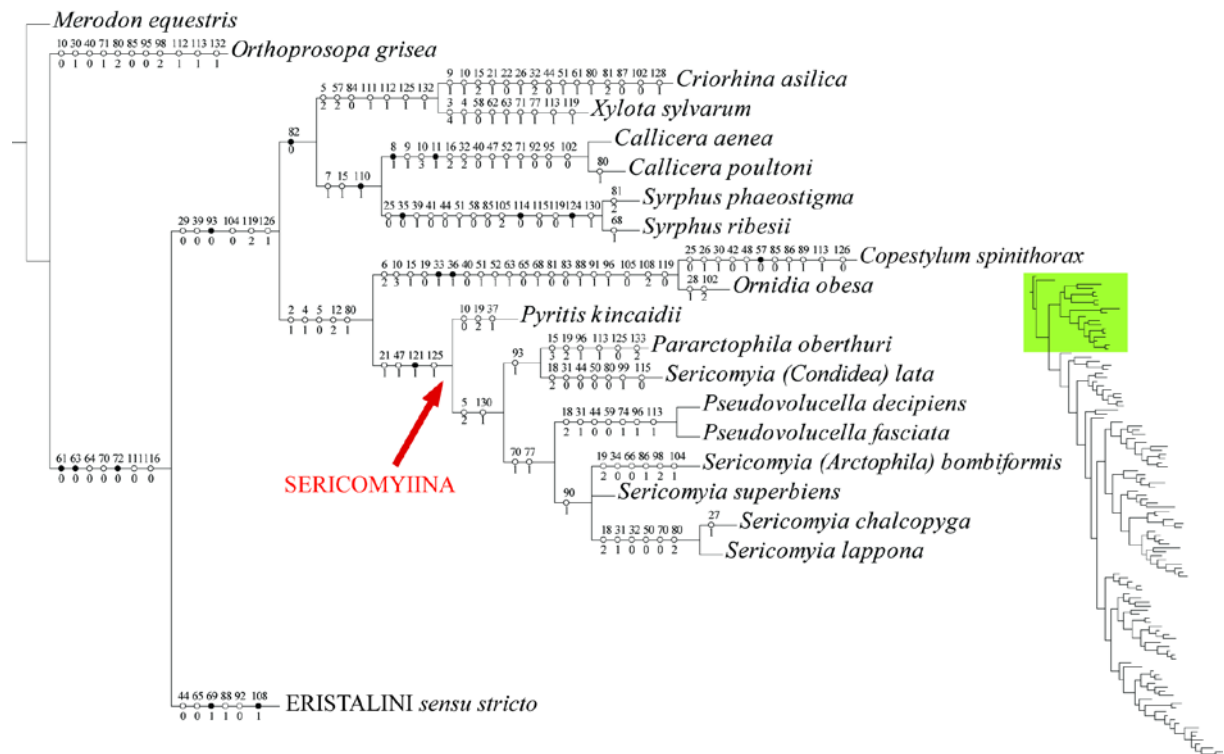


FIGURA 125. Parte do cladograma de consenso estrito sob pesagem implícita dos caracteres ( $k = 6$ ). Relacionamento de Sericomyiina com os demais táxons e suas ralações internas. A marca verde no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, círculos vazados representam transformações múltiplas.

O gênero monotípico *Pyritis* Hunter, de distribuição Neártica, é o grupo-irmão das demais espécies de *Sericomyia*. O gênero *Sericomyia* Meigen é parafilético, sendo *Sericomyia (Condidea) lata* (Coquillett) linhagem-irmã de *Pararctophila* Herve-Bazin, estando relacionadas pela presença da veia  $R_{4+5}$  curvada em direção ao interior da célula  $r_{4+5}$  [caráter 93(1)]. As demais espécies de *Sericomyia* aparecem como o grupo-irmão de *Pseudovolucella* Shiraki. Nenhuma evidência foi obtida para se propor a subdivisão de *Sericomyia* s.s. em subgêneros, no caso *Sericomyia (Arctophila)* (Fig. 125).

Todos os gêneros tradicionalmente reconhecidos para as subtribos Eristaliina e Helophiliina formaram um grande clado, aqui denominado como Eristalini s.s. (Figs 126, 127, 128). Em todas as topologias obtidas sob os diferentes esquemas de pesagem, estas subtribos não foram suportadas como grupos monofiléticos. As análises com pesagem implícita dos caracteres sob valores do  $k = 6$  e  $7$  recuperaram os mesmos relacionamentos entre as linhagens pertencentes a Eristalini s.s., diferindo apenas quanto ao relacionamento interno de *Sericomyia*.

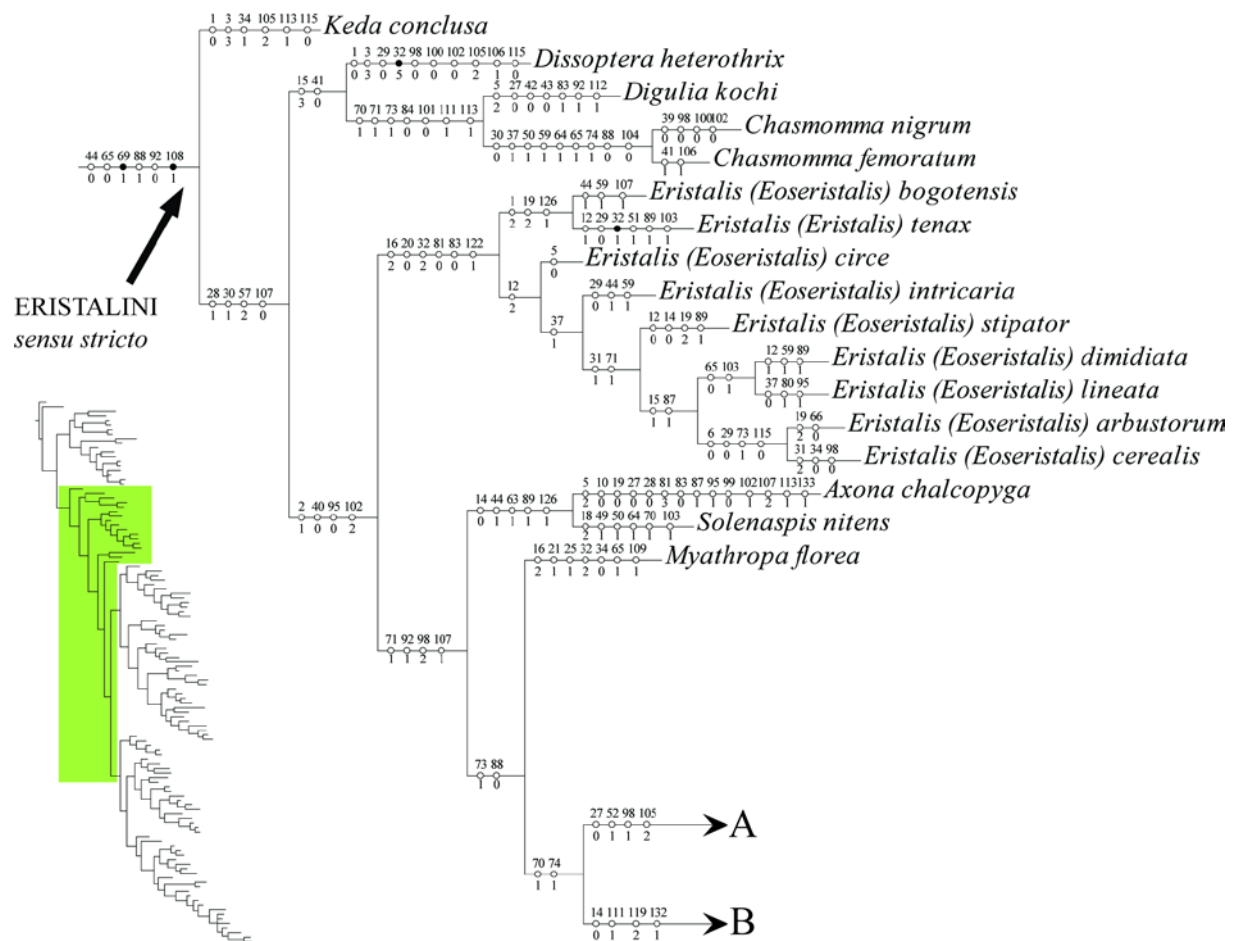


FIGURA 126. Parte do cladograma de consenso estrito sob pesagem implícita dos caracteres ( $k = 6$ ). Eristalini s.s.: relacionamento entre os gêneros *Keda* Curran, *Dissoptera* Edwards, *Digulia* Meijere, *Chasmomma* Bezzi, *Eristalis* Latreille, *Axona* Walker, *Solenaspis* Osten-Sacken, *Myathropa* Rondani. A marca verde no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, círculos vazados representam transformações múltiplas.

O clado Eristalini *s.s.* é suportado por quatro homoplasias e duas sinapomorfias, sendo estas duas a superfície anterobasal do fêmur com conjunto circular de cerdas espiniformes [caráter 69(1)] e veia  $A_1$  conspicuamente curvada ventralmente [caráter 108(1)].

*Keda conclusa* (Walker) posicionou-se como linhagem-irmã dos demais representantes da tribo, sendo a única espécie reconhecida para este gênero de distribuição Oriental e Australásica (Fig. 126).

O clado seguinte é composto por (*Dissoptera heterothrix* Meijere (*Digulia kochi* Meijere (*Chasmomma nigrum* Curran+ *C. femoratum* Bezzi))) (Fig. 126). A única espécie estudada que possui dois tipos de cerdas diferenciadas no escuto além do tipo simples (ramificadas e plumosas) [caráter 32(5)] foi *Dissoptera heterothrix*. O relacionamento (*Digulia* Meijere + *Chasmomma* Bezzi) se conservou em todas as topologias obtidas. Para as espécies de ambos os gêneros não foi possível se analisar a morfologia do macho; contudo, foi possível codificar a distância entre os olhos na região suprafrontal [caráter 15] e a posição do tergo V [caráter 114] para *Chasmomma* por meio da diagnose do gênero apresentada por Hull (1949).

O gênero *Eristalis* Latreille é suportado como monofilético (Fig. 126) em todas as topologias obtidas, exceto com pesagem implícita dos caracteres sob  $k = 3$ . Este grupo é sustentado por seis caracteres homoplásticos: cerdas dos olhos longas em toda a superfície [caráter 16(2)]; bulbo supracervical indistinto [caráter 20(1)]; estrutura das cerdas do escuto simples e irregular [caráter 32(2)]; microtríquias na membrana da asa ausentes [caráter 81(0)]; microtríquias na álula esparsas [caráter 83(0)]; e superfície ventral do apódema surstilar com cerdas [caráter 122(1)]. Dentre estes caracteres, a estrutura das cerdas do escuto em *E. tenax* (Linnaeus) é diferente das demais espécies, sendo simples e ramificada [caráter 32(1)] – autapomorfia para *E. tenax*; e em *E. cerealis* Fabricius e *E. lineata* (Harris), a distribuição das microtríquias na álula é esparsa [caráter 83(1)].

De acordo com o relacionamento obtido entre as espécies de *Eristalis*, nenhum suporte foi encontrado para classificar *Eristalis* em dois subgêneros (*Eristalis* e *Eoseristalis*) como proposto por Thompson (1997).

As próximas linhagens a se diversificarem na tribo foram (*Axona* Walker + *Solenaspis* Osten-Sacken). Este relacionamento também foi obtido em todos os resultados das análises. Este clado é suportado por cinco caracteres homoplásticos, sendo um deles a presença de sulco medial na superfície do escutelo [caráter 63(1)], caráter apenas compartilhado com cinco espécies do grupo externo: *Merodon equestris*, *Copestylum spinithorax*, *Ornidia obesa*, *Orthoprosopa nigra* e *Xylota sylvarum*.

O gênero *Myathropa* Rondani, de distribuição Paleártica e Australásica, é o grupo-irmão de dois grandes clados formados em Eristalini s.s. (Fig. 126). Com o intuito de facilitar a discussão, estes dois grandes clados foram denominados como Clado 'A' (Fig. 127) e Clado 'B' (Fig. 128).

O clado 'A' (Fig. 127) agrupa sete dos 16 gêneros previamente classificados como parte da subtribo Eristaliina (*Kertesziomyia* Shiraki, *Eristalinus* Rondani, *Austalis* Thompson, *Simoides* Loew, *Phytomia* Guérin-Méneville, *Palpada* Macquart e *Lycastirrhyncha* Bigot) e um da subtribo Helophiliina (*Mesembrius* Rondani). Este clado é suportado por quatro caracteres homoplásticos: basisterno pró-torácico quadrangular [caráter 27(0)], mero com cerdas laterais ao espiráculo [caráter 52(1)], veia r-m posicionada medialmente em relação à célula dm [caráter 98(1)] e veia espúria densamente esclerotizada [caráter 105(2)]. Dentro do clado, todos estes caracteres variam em seus estados.

O relacionamento entre *K. (Paramesembrius)* (*Kertesziomyia* + *Eristalinus*) foi observado nas topologias obtidas nas análises com pesagem implícita dos caracteres sob valor do  $k = 1, 2, 4-11$ . Entretanto, nos resultados de todas as análises realizadas, o parentesco entre *Kertesziomyia* e *Eristalinus* (exceto *K. (Paramesembrius)*) foi sempre observado. A monofilia deste grupo é sustentada por um caráter homoplástico, presença de pterostigma [caráter 87(1)], e um sinapomórfico, presença de um tufo de cerdas na metade anterior da borda anterodorsal do calo pós-alar [caráter 46(1)].

A espécie *Kertesziomyia (Paramesembrius) abdominalis* (Sack) aparece como uma linhagem isolada das demais espécies de *Kertesziomyia*, as quais formam o grupo-irmão de *Eristalinus*. Entre outras homoplasias, *K. (Paramesembrius) abdominalis* se separa das demais espécies de *Kertesziomyia* e *Eristalinus* por possuir a célula  $r_1$  aberta [caráter 88(0)], enquanto essas possuem esta célula fechada [caráter 88(1)]. O gênero *Eristalinus* é um grupo monofilético, onde *E. viridis* é a linhagem-irmã de todas as demais espécies que possuem olhos com máculas [caráter 17(1)].

As relações internas reconstruídas tanto para *Kertesziomyia* quanto para *Eristalinus* não fornecem qualquer suporte para a subdivisão de ambos os gêneros em subgêneros, conforme indicado na literatura corrente.

O gênero *Mesembrius* é um grupo monofilético em todos os resultados das análises. O clado é suportado por quatro homoplasias e duas sinapomorfias, sendo estas duas a presença de um tufo de sensilas na superfície ventrobasal do metabasitarso [caráter 78(1)] e o metabasitarso alargado [caráter 79(1)]. Um dos caracteres homoplásticos presentes em todas as espécies deste gênero é o padrão de bandas longitudinais no escuto [caráter 34(1)]. A espécie *M. (Vadonimyia) discophorus* (Séguy), aparece como a primeira linhagem a se diversificar neste clado e caracteriza-se pelo esterno VIII do macho acentuadamente desenvolvido [caráter 118(2)], caráter exclusivo deste subgênero em Syrphidae. Segundo os resultados aqui obtidos, a subdivisão de *Mesembrius* em subgêneros conforme proposta em Thompson (2000) poderia ser corroborada.

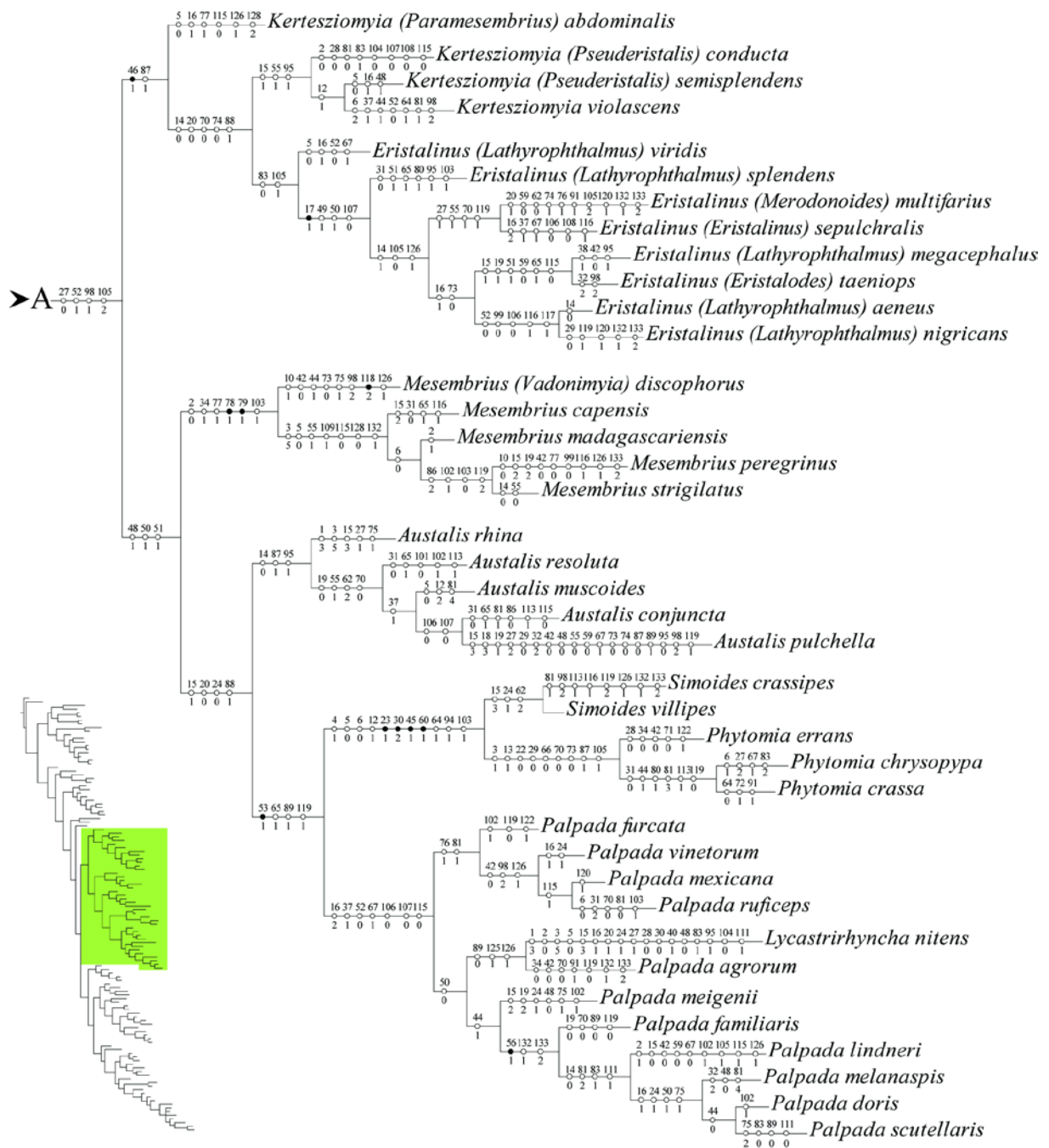


FIGURA 127. Parte do cladograma de consenso estrito sob pesagem implícita dos caracteres ( $k = 6$ ). Eristalini s.s.: relacionamento entre os gêneros *Kertesziomyia* Shiraki, *Eristalinus* Rondani, *Mesembrius* Rondani, *Austalis* Thompson, *Simoides* Loew, *Phytomia* Guérin-Ménéville, *Palpada* Macquart e *Lycastirrhyncha* Bigot. A marca verde no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, círculos vazados representam transformações múltiplas.

As espécies de *Austalis*, um gênero de distribuição Oriental e Australásica, também formaram um grupo monofilético, mas reconstruído apenas nos resultados das análises com pesagem implícita sob  $k = 4$  a 8. Nas demais topologias obtidas, *A. pulchella* (Macquart) apresentou um posicionamento ambíguo, evidenciado pelo ramo muito longo.

Todas as espécies analisadas que possuem o metaepisterno com cerdas ventroanteriores ao espiráculo [caráter 53(1)] foram agrupadas no clado ((*Simoides* + *Phytomia*) (*Palpada*<sup>1</sup>)). Este relacionamento foi reconstruído em todos os resultados das análises com pesagem implícita dos caracteres.

Quatro sinapomorfias e sete homoplasias suportam o clado (*Simoides* + *Phytomia*), o qual é grupo-irmão do último grupo monofilético do clado 'A', *Palpada*, com a inclusão de *Lycastriirhyncha*. Estas quatro sinapomorfias são caracteres reportados pela primeira vez para os estudos filogenéticos em Syrphidae: presença de uma lamela lateral no forâmen occipital inferior [caráter 23(1)], margem anterodorsal do antepronoto com duas proeminências curvadas [caráter 30(2)], superfície anterodorsal do calo pós-alar com cerdas [caráter 45(1)] e margem posterodorsal do espiráculo metatorácico com longas cerdas [caráter 60(1)].

O clado 'B' (Fig. 128) por sua vez, agrupa oito dos 12 gêneros previamente classificados como parte da subtribo Helophiliina (*Quichuana* Knab, *Mallota* Meigen, *Habromyia* Williston, *Lejops* Rondani, *Helophilus* Meigen, *Obmyia* Thompson, *Dolichogyna* Macquart e *Parhelophilus* Girschner) e três da subtribo Eristaliina (*Senaspis* Macquart, *Meromacroides* Curran, *Meromacrus* Rondani). Este clado é suportado por quatro caracteres homoplásticos, os quais variam em seus estados dentro do mesmo: triângulo frontal do macho com microtríquias apenas em estreita linha nas margens dos olhos [caráter 14(0)], comprimento da região posteromedial do tergo I tão longo quanto, ou mais longo que o comprimento do antetergito [caráter 111(1)], medida da porção infranterior do epândrio mais longa do que a medida da concavidade supranterior [caráter 119(2)], e saco espermático com cerdas alongadas [caráter 132(1)].

O gênero *Quichuana*, de distribuição exclusivamente Neotropical, foi recuperado como um grupo monofilético nos resultados das análises sob  $k \geq 5$ , e é grupo-irmão das demais linhagens do clado 'B'.

Os gêneros *Mallota* e *Habromyia* claramente não representam grupos naturais, indicando a necessidade de uma revisão cuidadosa das espécies pertencentes aos mesmos. Mesmo que o grupo monofilético (*M. cimbiciformis* + *M. klepsvikae*) tenha se mantido nos resultados das análises sob  $k \geq 6$ , tomar um posicionamento quanto à reclassificação deste gênero seria um tanto subjetivo, pois não foi possível incluir neste estudo a espécie-tipo de *Mallota*.

<sup>1</sup> o clado *Palpada* sempre aparece com a inclusão de *Lycastriirhyncha*.



FIGURA 128. Parte do cladograma de consenso estrito sob pesagem implícita dos caracteres ( $k = 6$ ). Eristalini s.c.: relacionamento entre os gêneros *Quichuana* Knab, *Mallota* Meigen, *Habromyia* Williston, *Senaspis* Macquart, *Meromacroides* Curran, *Meromacrus* Rondani, *Lejops* Rondani, *Helophilus* Meigen, *Ohmyia* Thompson, *Dolichogyna* Macquart e *Parhelophilus* Girschner. A marca verde no esquema ao lado indica a posição dos táxons em questão na topologia completa. Otimização não-ambígua das transformações. Círculos preenchidos representam transformações únicas, círculos vazados representam transformações múltiplas.

Por outro lado, a espécie-tipo de *Habromyia* pôde ser incluída, a qual faz parte de um grupo monofilético com uma espécie nova a ser oportunamente descrita: (*Habromyia coeruleithorax* Williston + *Habromyia* sp. nov.), relacionamento este mantido em todos os resultados das análises realizadas. As outras duas espécies de *Habromyia* incluídas não estão proximamente relacionadas, sendo *H. chrysoaenia* Fluke grupo-irmão de *Autrophilus terraereginae* Thompson, e *H. lipoflava* Fluke grupo-irmão de *Lejops barbiellini* (Ceresa) e táxons relacionados (Fig. 128).

As espécies com célula  $r_1$  fechada [caráter 88(1)], incluídas no clado 'B', foram agrupadas no clado (*Senaspis* (*Meromacroides* + *Meromacrus*)). As relações de parentesco entre estas linhagens foram mantidas nos resultados das análises com pesagem implícita dos caracteres sob valor do  $k \geq 5$ . Todavia, considerando-se os clados *Senaspis* e *Meromacrus* independentemente, ambos foram mantidos em todos os resultados das análises aqui realizadas.

De distribuição Afrotropical e monotípico, *Meromacroides* foi recuperado como grupo-irmão de *Meromacrus*, um gênero de distribuição principalmente Neotropical e com poucas espécies Neárticas. O clado *Meromacrus* é suportado por cinco homoplasias e duas sinapomorfias, sendo estas duas a estrutura das cerdas do escuto simples e espiralada [caráter 32(4)] e o processo ejaculatório do edeago alongado posteriormente [caráter 131(2)].

O maior clado dentro do clado 'B' aparece com *Habromyia lipoflava* como a primeira linhagem a se diversificar, que como comentado anteriormente não formou um grupo natural com as demais espécies alocadas em *Habromyia*.

O próximo grupo monofilético formado foi das espécies de *Helophilus*, em que os táxons exclusivos da Nova Zelândia formaram o grupo-irmão das demais, indicando a validade da subdivisão deste gênero em dois subgêneros. Este relacionamento foi reconstruído apenas nos resultados das análises com pesagem implícita dos caracteres sob valor de  $k = 3, 6, 7$  e  $8$ . Sob  $k = 4$  todas as espécies de *Helophilus* também permaneceram relacionadas, mas de tal forma que não se pode inferir tal subdivisão.

O clado seguinte (*Omyia* (*Dolichogyna* (*Lejops*<sup>2</sup>, *Parbelophilus*))), se manteve nos resultados das análises com pesagem implícita dos caracteres sob  $k \geq 6$ , mas considerando-se os clados (*Dolichogyna*) e (*Lejops*<sup>2</sup>, *Parbelophilus*) independentemente, ambos foram mantidos nas topologias obtidas sob todos os valores do  $k$  testados nas análises com pesagem implícita dos caracteres.

---

<sup>2</sup> o grupo *Lejops* não inclui *L. barbiellini*

## DISCUSSÃO

### Clado Sericomyiina

Ao contrário das hipóteses filogenéticas para Syrphidae apresentadas por Rotheray & Gilbert (1999), Ståhls *et al.* (2003) e Hippa & Ståhls (2005), Sericomyiina não é grupo-irmão de Eristalini *s.s.* Portanto, a elevação de Sericomyiina ao status de tribo, Sericomiyini, como parte de Eristalinae *s.l.*, se faz necessária. Segundo Gunilla Ståhls (*comunicação pessoal*), estes relacionamentos também estão sendo reconstruídos em análises filogenéticas com dados moleculares, os quais estão sendo realizados paralelamente a este. Após a finalização de ambos será realizada uma análise filogenética com os dados combinados para Eristalini *s.l.*

Sericomyiina *sensu* Thompson (2003) já foi considerada como tribo – Sericomiyini – por diversos autores (*e.g.* Williston 1886; Wirth *et al.* 1965; Thompson *et al.* 1976), e também como subfamília – Sericomyiinae – (*e.g.* Schiner 1864; Shannon 1921, 1923; Hull 1949).

A assimetria em diferentes estruturas da genitália do macho é relativamente presente dentro da família Syrphidae (Huber *et al.* 2007), sendo os cercos e surstilos as estruturas mais variáveis (Metcalf 1921). A assimetria dos surstilos [caráter 121(1)], uma das sinapomorfias que sustentam o clado Sericomyiina (Fig. 125), foi pela primeira vez indicada como caráter diagnóstico para Sericomyiinae por Shannon (1921); e corretamente, Thompson (2003) sugeriu que esta condição poderia ser indicativa da monofilia de Sericomyiina.

Outros três caracteres também foram considerados como diagnósticos para Sericomyiina por Thompson (2003): superfície anterobasal do fêmur sem conjunto circular de cerdas indiferenciadas das demais [caráter 69(0)], célula  $r_1$  aberta [caráter 88(0)] e veia  $R_{4+5}$  reta ou sutilmente curvada [caráter 93(0)]. De acordo com a hipótese filogenética aqui apresentada, estes não são caracteres que suportam o clado Sericomyiina; entretanto, os caracteres 69(0) e 88(0) poderiam continuar a ser considerados como diagnósticos para o grupo, por estarem presentes em todas as espécies dos gêneros em questão, apesar de serem plesiomórficos para o clado.

Na amostragem taxonômica aqui utilizada, além de se apresentar como uma sinapomorfia homoplástica para as espécies de Sericomyiina, a presença de longas cerdas na metade posterior da borda anterodorsal do calo pós-alar [caráter 47(1)] foi observada apenas nas espécies de *Callicera*. Este é um caráter interessante a ser investigado futuramente entre os táxons de Syrphidae, pois nunca havia sido estudado anteriormente.

Em 1949, Hull classificou o gênero *Condidea* Coquillett como subgênero de *Sericomyia*. O autor diagnosticou o subgênero pela curvatura pouco profunda da veia  $R_{4+5}$ , pelo tubérculo facial

conspícuo e pelo padrão de manchas do abdômen, justificando tal decisão por estes não serem “caracteres de muito valor”. Na hipótese filogenética aqui apresentada, a espécie *Sericomyia* (*Condidea*) *lata* (Coquillett) é irmã de *Pararctophila*, justamente pela curvatura acentuada da veia  $R_{4+5}$ . Assim, julgou-se coerente revalidar o gênero *Condidea*, já que este não foi recuperado como grupo-irmão das demais espécies de *Sericomyia*.

O gênero *Arctophila* Schiner, 1860 foi classificado como subgênero de *Sericomyia* por Hull (1949). Depois disso, alguns autores como Wirth *et al.* (1965), Thompson *et al.* (1976), Vockeroth & Thompson (1987), Reemer & Hippa (2008), ignoraram aquela classificação e continuaram a considerar *Arctophila* como gênero; embora outros autores como Thompson (1999), Thompson *et al.* (2000), Thompson *et al.* (2010), tenham seguido a classificação proposta por Hull (1949). Thompson *et al.* (2000 – pág. 41), parece que de alguma forma, tentou definir estas incongruências na classificação com o seguinte parágrafo: “*While the subgenus Arctophila is clearly a phenetic, not cladistic, group, we have continued to recognize it until a phylogenetic analysis of Sericomyia as a whole can be done. The species included in Arctophila are easily separated from those included in Sericomyia as they are all Bombus mimics.*”

De acordo com os resultados aqui obtidos, nenhuma evidência é demonstrada para se assumir *Arctophila* como gênero, tão pouco como subgênero de *Sericomyia*. Uma revisão das espécies de *Sericomyia*, bem como a análise cladística para o gênero, deve ser realizada para que estas dúvidas quanto à classificação sejam sanadas.

### **Clado Eristalini s.s.**

Eristalini s.s. forma um grupo monofilético incluindo todos os gêneros tradicionalmente alocados em Eristaliina e Helophiliina, mas a classificação de Eristalini s.s. em subtribos deve ser invalidada.

Embora sem justificativa, Thompson (2003) sugeriu corretamente a parafilía de Helophiliina. Contudo, sugeriu a monofilia de Eristaliina pela presença da célula  $r_1$  fechada.

A célula  $r_1$  fechada [caráter 88(1)], a qual era considerada um dos caracteres diagnósticos para Eristalini (e.g. Williston 1886; Hull 1949) e para Eristaliina (Thompson 1972, 2003), é uma das sinapomorfias homoplásticas que sustentam a monofilia de Eristalini s.s.. Dentre todas as espécies de Syrphidae, a célula  $r_1$  fechada está também presente nas espécies de *Copestylum*, *Ornidia*, *Volucella* Geoffroy, *Palumbia* Rondani e *Milesia* Latreille. A condição oposta, a célula  $r_1$  aberta [caráter 88(0)], está presente na maioria das espécies de Syrphidae (Hippa & Ståhls 2005), e, como citado anteriormente, é compartilhado entre todas as espécies do clado Sericomysiina. Esta condição foi também considerada como um dos caracteres diagnósticos para Helophilini (Hull 1949) e para Helophiliina (Thompson 1972, 2003). Os dois diferentes tipos da célula  $r_1$  são

tradicionalmente utilizados na taxonomia de Syrphidae (Hippa & Ståhls 2005), principalmente como caracteres diagnósticos para os gêneros.

A superfície anterobasal do fêmur, com conjunto circular de cerdas espiniformes [caráter 69(1)] é uma das duas sinapomorfias para as espécies de Eristalini *s.s.* Thompson (1972) indicou que o caráter 69(1) distingue facilmente Eristalini *s.s.* dos demais táxons de Syrphidae, exceto de *Merodon*. Porém, comparando-se o conjunto circular de cerdas da superfície anterobasal do fêmur de *Merodon* com os demais táxons utilizados neste estudo, verificou-se que apenas os táxons que foram agrupados em Eristalini *s.s.* possuem realmente cerdas espiniformes. Esta região circular é composta por um denso agrupamento de cerdas, e devido a isto podem dar a impressão de serem diferenciadas das demais cerdas presentes naquela região.

De maneira semelhante aos tipos da célula  $r_1$ , as duas diferentes formas da veia  $R_{4+5}$  [caráter 93] são tradicionalmente utilizadas na taxonomia de Syrphidae como caracteres diagnósticos de gêneros. A veia  $R_{4+5}$  reta ou sutilmente curvada [caráter 93(0)] ocorre na maioria das espécies de Syrphidae (Hippa & Ståhls 2005). Entretanto, grande parte das espécies incluídas neste estudo possui a veia  $R_{4+5}$  acentuadamente curvada em direção ao interior da célula  $r_{4+5}$  [caráter 93(1)], sendo presente em todas as espécies agrupadas em Eristalini *s.s.*, *Merodon*, *Orthoprosopa*, *Pararctophila* e *Sericomyia (Condidea) lata*. Thompson (2003) considerou esta curvatura acentuada como caráter diagnóstico para Helophiliina e Eristaliina, embora Thompson (1972) tenha comentado sobre a tomada de precaução quanto à utilização deste caráter como diagnóstico para Eristalini *s.s.*, pois é uma condição também presente em algumas espécies de Milesiini, como em *Korinchia* Edwards – atualmente este gênero é considerado como subgênero de *Palumbia* Rondani (Thompson 1975b). Além de em algumas espécies de Milesiini, o caráter 93(1) também está presente em espécies de poucos gêneros da subfamília Syrphinae, *e.g.* *Salpingogaster* Schiner, *Didea* Macquart, *Dideomima* Vockeroth, entre outros.

A segunda sinapomorfia para as espécies de Eristalini *s.s.* é a forma da veia  $A_1$  conspicuamente curvada ventralmente [caráter 108(1)]. Esta condição ocorre na maioria das espécies deste grupo, porém os outros dois estados codificados para a forma da veia  $A_1$  também estão incluídos no grupo: *Digulia kochi* compartilha a forma reta [caráter 108(2)] com *Copestylum* e *Ornidia*; *Eristalinus sepulchralis* (Linnaeus), *Kertesziomyia conducta* (Walker), *Chasmomma*, *Helophilus hectori* Miller, *Lejops (Anasimyia) chrysostomus*, L. (*A.*) *interpunctus*, L. (*A.*) *lunulatus* (Meigen), L. (*Eurimyia*) *lineatus* (Fabricius), L. (*Lunomyia*) *cooleyi* (Seamans) e *Parbelophilus* compartilham a forma sutilmente curvada ventralmente [caráter 108(0)] com todas as espécies de Sericomyiina e as restantes dos grupos externos.

#### *Keda Curran e Dissoptera Edwards*

*Keda conclusa* compartilha com *Dissoptera heterothrix* a superfície facial reta [caráter 3(3)]. Hull (1945) especulou que todos os tipos de face em Syrphidae divergiram do tipo ‘reta’, mas em

1949 afirmou que o tipo de face côncava teria sido o tipo mais primitivo entre as espécies de Syrphidae. Thompson (1972) comenta que isto seria possível se Microdontinae (no caso *Microdontidae*) fosse realmente o grupo-irmão dos demais Syrphidae. Entretanto, existe uma forte evidência de que Microdontinae não seja grupo-irmão das demais espécies de Syrphidae (Rotheray & Gilbert 1999; Ståhls *et al.* 2003; Hippa & Ståhls 2005). A evidência mais forte é de que as espécies da tribo Merodontini (Eristalinae) componham o grupo-irmão dos demais Syrphidae (Rotheray & Gilbert 1999; Ståhls *et al.* 2003) as quais possuem a superfície facial côncava [caráter 3(4)]. Sendo assim, uma diferente hipótese sobre a evolução dos tipos de face em Syrphidae deveria ser proposta.

Thompson (1972) demonstrou que todos os táxons que apresentam abertura oral alongada anteriormente ou ventralmente possuem traços da presença de tubérculo, mesmo que sutilmente em alguns casos. Esta observação nos leva a indagar sobre a evolução independente da forma da abertura oral [caráter 1] e o formato da superfície facial [caráter 3]. Como exemplo, o alongamento da abertura oral em *Merodon equestris* e *Xylota sylvarum* é a mesma que em *Dissoptera heterothrix* e *Keda conclusa*, não alongada sem entalhe [caráter 1(0)]. Entretanto, a superfície facial das duas primeiras espécies é côncava [caráter 3(4)], enquanto das duas últimas é reta [caráter 3(3)]. Uma investigação detalhada, levando-se em consideração a independência desses caracteres, talvez resulte num melhor entendimento sobre a evolução do tipo de face presentes nas espécies de Syrphidae.

### *Eristalis* Latreille

O gênero *Eristalis* é amplamente distribuído na região Paleártica e áreas temperadas das Regiões Afrotropical e Oriental, e foi introduzido nas regiões Neártica, Neotropical e Australásia (para revisão veja Thompson 1997; Hippa *et al.* 2001). Thompson (1997) subdividiu o gênero em dois subgêneros – *Eristalis* (incluindo apenas *E. tenax* e *E. proserpina* Wiedemann) e *Eoseristalis* Kanervo (com as demais espécies do gênero). Segundo sua classificação, os dois subgêneros diferem pelo padrão do arranjo das cerdas oculares, catepímero com ou sem cerdas [caráter 51] e arista com ou sem cerdas (vide comentário no caráter 12). Dentre estes, o comprimento das cerdas da arista [caráter 12] e o arranjo das cerdas nos olhos são caracteres bastante variáveis dentro dos gêneros. Contudo, a presença de cerdas no catepímero (subgênero *Eristalis*) poderia ser um bom argumento para tal separação, mas como também observado em *Eristalinus*, as espécies que possuem o catepímero piloso não se posicionam como grupos-irmãos. Devido à variação entre as espécies dos caracteres diagnósticos propostos por Thompson (1997) e por *E. tenax* não ter sido resolvida como irmã das demais espécies de *Eristalis* (Fig. 127), a classificação em subgêneros deve ser invalidada.

*Axona* Walker e *Solenaspis* Osten-Sacken

*Axona* e *Solenaspis* são gêneros de distribuição principalmente Australásica. São sirfídeos bastante característicos pelo seu formato robusto e de grande tamanho em relação à maioria das espécies da família. Pouco se conhece sobre a taxonomia das espécies destes gêneros, as quais estão entre as poucas que apresentam um sulco medial na superfície do escutelo [caráter 63(1)] – uma das homoplasias que sustentam o clado. Hull (1949) sugeriu que *Axona* poderia ser proximamente relacionada à *Senaspis* e que seus olhos ‘hiper-holópicos’ deveriam representar uma condição filogerontica (*phylogerontic condition*).

*Myathropa* Rondani

O grupo-irmão dos dois grandes clados formados em Eristalini *s.s.*, *Myathropa*, está indicado no *Biosystematic Database of World Diptera* (Thompson 2005) como sinônimo de *Mallota*. Esta sinonímia não foi publicada e de acordo com os resultados aqui obtidos *Myathropa* não está relacionada a *Mallota*. Os gêneros *Myathropa* e *Mallota* consistem num mosaico de caracteres compartilhados entre diversos outros gêneros, e aliados à vasta distribuição geográfica de *Mallota*, aparentemente não formariam um grupo bem suportado. Dentre as homoplasias que sustentam o ramo *Myathropa florea* (Linnaeus), a forma da veia  $A_1+CuA_2$  angulada [caráter 109(1)] é compartilhada com apenas algumas das espécies amostradas: *Meron equestris*, *Helophilus fasciatus* Walker, *H. pendulus* (Linnaeus), *H. trivittatus* (Fabricius), as espécies dos subgêneros de *Lejops* (*Ansimyia*, *Asemosyrphus*, *Eurimyia*, *Lunomyia* e *Polidontomyia*), as espécies de *Mesembrius* (exceto do subgênero *Vadonimyia*) e de *Parbelophilus*.

*Kertesziomyia* Shiraki e *Eristalinus* Rondani

A presença de um tufo de cerdas na borda anterodorsal do calo pós-alar [caráter 46(1)] – sinapomorfia que suporta o clado *K. (Paramesembrius) (Kertesziomyia + Eristalinus)* – é compartilhada somente entre as espécies destes gêneros, não sendo presente em nenhuma outra linhagem conhecida de Syrphidae. Thompson (2003) sinonimizou o gênero *Paramesembrius* Shiraki com *Kertesziomyia*, pela presença de um tufo de cerdas na borda anterodorsal do calo pós-alar [caráter 46(1)], anepímero posterior sem cerdas [caráter 50(0)] e olhos sem máculas [caráter 17(0)]. Se estes fossem caracteres suficientes para tal decisão, então o status de *Eristalinus viridis* (Coquillett) deveria ser reavaliado, pois esta espécie é a única de *Eristalinus* que não possui cerdas no anepímero posterior [caráter 50(0)] e também sem máculas nos olhos [caráter 17(0)]. O subgênero *Paramesembrius* não foi recuperado como grupo-irmão das demais espécies de *Kertesziomyia*, justamente por não possuir a célula  $r_1$  fechada (como nas demais espécies de todo o clado). A abertura ou fechamento de uma célula é um caráter muito forte para se considerar variável dentro de um gênero. Como observado, em algumas das topologias obtidas (Tabela VI – pág. 53), *K. (Paramesembrius)* não está relacionado à *Kertesziomyia*. Assim, a revalidação de *Paramesembrius* como gênero é aqui proposta.

Além do subgênero *Paramesembrius*, *Kertesziomyia* também inclui o subgênero *Pseuderistalis* Shiraki. Entretanto, nenhum suporte foi encontrado para se propor tal classificação. Assim, *Pseuderistalis* deve ser apenas considerado como sinônimo de *Kertesziomyia*, e, portanto, a classificação subgenérica de *Kertesziomyia* é abandonada.

Em conjunto com os caracteres discutidos acima, o gênero *Eristalinus* é à primeira vista diferenciado das demais espécies de Eristalini *s.s.* pela presença de máculas nos olhos [caráter 17(1)]. Estas máculas podem ser dispostas em bandas (Fig. 2) ou em pontuações. A partir do relacionamento entre (*E. megacephalus* + *E. taeniops*), clado também obtido no presente estudo, Pérez-Bañón *et al.* (2003b) demonstraram que os diferentes padrões de machas oculares não devem ser caracteres taxonômicos importantes na subdivisão de *Eristalinus s.l.* em grupos de espécies, como já sugerido na literatura (*e.g.* Rondani 1845; Mik 1847). Os autores sugeriram como um suporte adicional a esta hipótese o estudo de Knüttel & Lunau (1997), os quais demonstraram que diferentes padrões de máculas oculares (de uma espécie de Odonata e de *E. aeneus* (Scopoli)) não afetam a visão dos insetos, visto que a córnea transmite igualmente todos os comprimentos de ondas luminosas envolvidos na visão. O subgênero *Lathyrophthalmus* não forma um grupo monofilético, como também indicado para as espécies europeias de *Eristalinus* (Pérez-Bañón *et al.* (2003b). Portanto, como nenhum suporte foi encontrado para se estabelecer a subdivisão deste gênero em subgêneros, *Lathyrophthalmus*, *Eristalodes* e *Merodondoides* devem ser apenas considerados como sinônimos do gênero *Eristalinus*.

#### *Mesembrius Rondani*

Hull, em 1940, descreveu *Mesembrius excavata* para abrigar uma espécie proveniente de Madagascar com o 'hypopygium' (= segmento abdominal IX + estruturas copulatórias) e tibia posterior modificados. Mais tarde, Séguy (1951) descreveu outra espécie semelhante àquela de Hull e descreveu o gênero *Vadonimyia* para alocar as espécies com tais peculiaridades. No Catálogo dos Syrphidae Afrotropicais (Smith & Vockeroth 1980), *Vadonimyia* foi sinonimizado, sem qualquer justificativa, com *Mesembrius*. Porém, Hippa (1985) ao revisar as espécies de *Vadonimyia* sugeriu que este gênero deve ser grupo-irmão de *Mesembrius s.l.* ou um subgrupo apomórfico do mesmo, mas continuaria a tratá-lo como gênero até que um estudo filogenético adequado apoiasse esta hipótese. Na chave de identificação para os gêneros da subtribo Helophiliina proposta por Thompson (2000), *Vadonimyia* é apresentado como subgênero de *Mesembrius* e indica as espécies sem modificação na genitália do macho como pertencentes ao subgênero *Mesembrius*.

Ambos os gêneros são bem conhecidos por apresentarem um tufo de sensilas na superfície ventrobasal do metabasitarso [caráter 78(1)], que de acordo com Hippa (1985) e os resultados aqui obtidos, é uma sinapomorfia para as espécies de *Mesembrius* e *Vadonimyia*. O relacionamento aqui obtido entre *M. (Vadonimyia) discophorus* e as demais espécies de *Mesembrius*

apresenta suporte para se corroborar a classificação do gênero em subgêneros. Entretanto, Hippa (1985) chamou atenção para o conhecimento escasso sobre as espécies de *Mesembrius* s.s., pois é um grupo bastante variável morfológicamente, amplamente distribuído no Velho Mundo e com um grande número de espécies a serem descritas. As peculiaridades morfológicas de *Vadonimyia* merecem atenção especial, pois algumas delas são inteiramente únicas neste grupo, principalmente as modificações dos segmentos IV, VIII e IX do abdômen do macho.

Madagascar tem uma biota que evoluiu de forma isolada, onde 80% dos organismos são exclusivos daquela ilha. É caracterizada por gradientes ambientais regionalmente pronunciados, por padrões comuns de microendemismo e por numerosas radiações evolutivas (Vences *et al.* 2009). Levando-se em consideração as peculiaridades morfológicas presentes em *Vadonimyia*, sua distribuição geográfica e as hipóteses sobre a diversidade e diversificação dos organismos em Madagascar, é sensato assumir *Vadonimyia* como gênero.

#### *Austalis* Thompson

*Austalis*, grupo-irmão do clado ((*Simoides* + *Phytomyia*) (*Palpada*)), foi diagnosticado por Thompson (2003) por apresentar uma combinação única de pilosidade na porção ventral do anepímero posterior estendendo-se ao catepímero. Contudo, a combinação do anepímero posterior com cerdas [caráter 50(1)] e o catepímero com cerdas [caráter 51(1)], foi observada em todas as espécies de *Mesembrius*, *Vadonimyia*, *Simoides*, *Phytomyia* e em algumas espécies de *Palpada* e *Eristalinus*. Ambos os caracteres são homoplasias que sustentam o clado (*Mesembrius* (*Austalis* ((*Simoides* + *Phytomyia*) (*Palpada*)))).

Ferguson (1926), ao revisar os Syrphidae australianos, reconheceu que as espécies de *Eristalis* com coloração metálica deveriam formar um grupo distinto (atualmente são as espécies incluídas em *Austalis*), mas *E. pulchellus* seria uma forma muito distinta, mais distantemente relacionada a outras linhagens australianas, e amplamente distribuída no sul do continente. O clado *Austalis* foi o grupo que apresentou menor valor do suporte de Bremer relativo, justamente pelo posicionamento ambíguo de *Austalis pulchella* nas topologias obtidas.

#### *Simoides* Loew, *Phytomyia* Guérin-Méneville e *Palpada* Macquart

O parentesco entre *Simoides* + *Phytomyia* e *Palpada* jamais foi reportado na literatura. Tampouco a inclusão de *Lycastriirhyncha* em *Palpada*.

As espécies de *Simoides* possuem distribuição Paleártica e Afrotropical e as espécies de *Phytomyia*, além dessas regiões, estão presentes nas regiões Oriental e Australásia. Alguns autores já consideraram as espécies de *Simoides* proximamente relacionadas a algumas espécies africanas de *Mallota* (e.g. Bezzi 1915; Hull 1949), mas usualmente são indicadas como relacionadas a espécies de *Phytomyia* (e.g. Bezzi 1911, 1915; Hull 1949; Curran 1939), tanto que Bezzi (1915) combinou a

espécie *Simoides villipes* a *Phytomia*. Pouco se sabe sobre a morfologia ou biologia destes dois gêneros, o que pode ser visto pelas quatro sinapomorfias recuperadas para suas espécies, que são caracteres nunca estudados anteriormente em Syrphidae. Por outro lado, a taxonomia das espécies de *Palpada* tem sido bem investigada (Lagrange 1987, 1989, 1990, 1992; Mengual & Thompson 2008; Morales & Marinoni 2009).

Mesmo com um número razoável de estudos taxonômicos para o grupo, o relacionamento de *Palpada* com *Lycastrihyncha* nunca foi observado. De forma geral, a característica mais discrepante presente em *Lycastrihyncha* às demais espécies de *Palpada*, é a abertura oral alongada anteriormente [caráter 1(3)]. Ao se analisar o comportamento deste caráter na topologia obtida, o mesmo é compartilhado com *Austalis rhina* Thompson e *Lejops (Eurimyia) lineatus*. Estas pertencem a gêneros onde a maioria das espécies possui abertura oral não alongada, com entalhe [caráter 1(1)], como nas demais espécies de *Palpada*. Portanto a sinonimização de *Lycastrihyncha* à *Palpada* se faz adequada.

Supõe-se que *Palpada* possa ser dividido em três grupos de espécies – *agrorum*, *vinetorum* e *scutellaris* (Lagrange 1987). Morales & Marinoni (2009) investigaram a filogenia das espécies do grupo *scutellaris* e propuseram a monofilia do grupo, mas indicaram que uma filogenia para o gênero como um todo ainda deve ser realizada, com o intuito de se propor uma classificação mais consistente para o gênero. Nos resultados aqui obtidos, o grupo *scutellaris* permaneceu como monofilético, recuperando *P. lindneri* Thompson como a linhagem-irmã deste grupo. Thompson (1999) sugeriu a inclusão desta espécie no grupo *vinetorum* – aqui amostradas por *P. furcata* (Wiedemann), *P. vinetorum* (Fabricius) e *P. mexicana* (Macquart). Logo, a filogenia para as espécies de *Palpada* se faz ainda mais necessária, pois esses grupos de espécies sugeridos na literatura provavelmente tenham uma conformação diferente da que se imaginava.

### *Quichuana* Knab

O gênero *Quichuana* é endêmico da Região Neotropical e suas larvas são exclusivamente associadas a bromélias e a outras epífitas similares (Thompson 1981). Este gênero que formou o grupo-irmão das demais espécies do clado 'B' (Fig. 128) já foi considerado como proximamente relacionado a *Myathropa* e *Helophilus*, e diferenciados de *Habromyia* pela pilosidade dos olhos (Hull 1946). Este mesmo autor indicou que algumas espécies possuem cerdas semelhantes às de *Meromacrus*, porém verificou-se no presente estudo que as cerdas tradicionalmente denominadas como 'tomentosas' presentes em *Meromacrus* são exclusivas das espécies deste gênero. Das espécies amostradas para *Quichuana*, *Q. bezzi* Ceresa possui apenas cerdas torácicas simples [caráter 32(0)]; *Q. fasciata* (Sack) possui cerdas torácicas simples e plumosas [caráter 32(3)] e as outras quatro espécies possuem cerdas simples e irregulares [caráter 32(2)].

*Austrophilus* Thompson, *Habromyia* Williston e *Mallota* Meigen

Ao descrever o gênero, Thompson (2000) indicou que *Austrophilus* deve ser proximamente relacionado à *Habromyia*. Conforme sua definição, *Austrophilus* distingue-se de *Habromyia* pelo metafêmur robusto [caráter 70(1)]; metatrocanter com um dente ventroapical; metatíbia carenada no ápice; pecíolo da célula  $r_{4+5}$  (= Veia  $R_{4+5}$   $M_1$ ) mais curto que a veia h [caráter 95(0)]; e proeminência frontal não muito projetada anteriormente. Dentre estes, os caracteres que foram utilizados neste estudo [70 e 95] demonstraram-se variáveis entre as espécies de *Habromyia* estudadas, mas o apódema edeagal de *Austrophilus* possui a superfície ventral medialmente projetada [caráter 130(1)], aqui compartilhado com as espécies de *Syrphus* e as espécies do clado Sericomyiina.

*Habromyia chrysotaenia* posicionou-se como grupo-irmão de *Austrophilus terraereginae*, não sendo proximamente relacionada às demais espécies do mesmo gênero. A espécie-tipo de *Habromyia*, *H. coeruleithorax*, formou um grupo monofilético com uma nova espécie a ser oportunamente descrita, devendo assim ser apenas estas consideradas espécies de *Habromyia* s.s.

*Mallota* também não formou um grupo monofilético. Embora tenha sido feito um esforço para se adicionar as espécies-tipo dos gêneros, não foi possível investigar a espécie-tipo de *Mallota* neste estudo. Assim, para se propor uma nova classificação ao gênero para a publicação deste estudo, a espécie-tipo deverá ser incluída nas análises.

Os gêneros *Edwardsiella* Hull, *Criorithrix* Hull e *Lycopale* Hull foram sinonimizados em *Habromyia* por Thompson (1972). Para todos estes, a espécie-tipo correspondente era previamente alocada em *Habromyia*. Um fato curioso é que em Thompson *et al.* (2010) o gênero *Lycopale* foi apontado na chave de identificação, mas sem qualquer menção à revalidação de seu status.

Dado tal cenário reconstruído pela análise filogenética, a inclusão neste estudo das espécies-tipo de *Edwardsiella*, *Criorithrix* e *Lycopale* será de grande valor na possível revalidação daqueles gêneros, ao invés de simplesmente se propor novos nomes para alocar as espécies distintas.

*Senaspis* Macquart, *Meromacroides* Curran e *Meromacrus* Rondani

Assim como a maioria dos gêneros de Syrphidae com distribuição Afrotropical, pouco se sabe sobre a taxonomia de *Senaspis* e *Meromacroides*. Apenas alguns trabalhos antigos trazem informações sobre a morfologia de ambos, na ocasião da descrição de espécies e chaves de identificação (e.g. Austen 1909; Bezzi 1915; Curran 1927, 1939; Hull 1949). Bezzi (1915) e Curran (1927) indicaram que *Meromacroides* é proximamente relacionado à *Meromacrus*, diferindo-se pela pilosidade dos olhos [caráter 16(2)], o qual foi demonstrado como uma homoplasia para *M.*

*meromacriformis* (Bezzi); pelo formato do metafêmur e do abdômen; e pela ausência de ‘cerdas douradas’ no tórax [estas cerdas são as aqui caracterizadas como ‘espiraladas’- caráter 32(4)].

Blatch *et al.* (2003) apontou que as espécies de *Meromacrus* são facilmente distinguidas das demais espécies alocadas em Eristaliina por possuírem a combinação dos seguintes caracteres: olho nu [= caráter 16(0)] e presença de máculas tomentosas no tórax [= caráter 32(4)]. Os autores também discutiram sobre o provável parentesco de *Meromacrus* com *Meromacroides*, e além das características citadas por Bezzi (1915) e Curran (1927), eles indicaram que os olhos holópticos em *Meromacrus* seria uma dessas diferenças. Porém, observou-se no presente estudo que ambos os gêneros possuem olhos estreitamente holópticos [caráter 15(0)].

A estrutura das cerdas em Syrphidae é pela primeira vez estudada com mais detalhes, mas pelo o que se tem conhecimento, o gênero *Meromacrus* deve ser o único a apresentar cerdas espiraladas [caráter 32(4)]. Como a estrutura das cerdas só pode ser observada sob grande aumento, à primeira vista a cerda plumosa [caráter 32(3)] pode ser confundida com o tipo de cerda presente em *Meromacrus*. Ambas as estruturas são frequentemente denominadas na literatura corrente como ‘setas tomentosas’. As cerdas plumosas são presentes em poucas espécies de Syrphidae, e foram visualizadas em *Lejops barbiellini*, *Habromyia chrysotaenia*, *H. lipoflava*, *Quichuana fasciata* e *Dissoptera heterothrix* (que também possui cerdas ramificadas).

O processo ejaculatório do edeago alongado posteriormente [caráter 131(2)] é raramente encontrado entre as espécies de Syrphidae, sendo também presente nas espécies de *Brachypalpoidea* Hippa (Milesini).

### *Helophilus* Meigen

*Helophilus* é um gênero amplamente distribuído na região Holártica. As espécies da região Neotropical, previamente alocadas neste gênero foram transferidas para *Dolichogyna*, as distribuídas nos trópicos do Velho Mundo e Australásia para *Mesembrius* e as da Nova Zelândia para *Probelophilus* Curran & Fluke (Thompson 1981) – o qual é hoje considerado sinônimo de *Pilinasica* (Thompson & Vockeroth 1989). Malloch (1922) descreveu o gênero *Pilinasica* para alocar a espécie *Mallota cingulata* (Fabricius), e Hull (1949) transferiu o gênero para subgênero de *Helophilus*, que hoje abriga todas as espécies de *Helophilus* endêmicas da Nova Zelândia (Thompson & Vockeroth 1989).

O relacionamento de grupo-irmão entre as espécies de *Helophilus* exclusivas da Nova Zelândia com as demais espécies de *Helophilus* foi corroborado. Este relacionamento foi observado apenas nas topologias obtidas sob quatro diferentes valores do  $k$ , mas apresenta um bom suporte relativo. Enquanto uma filogenia para o gênero *Helophilus* como um todo não é realizada, a subdivisão de *Helophilus* em dois subgêneros *Helophilus* Meigen e *Pilinasica* Malloch merece ser mantida.

*Obmyia* Thompson, *Dolichogyna* Macquart, *Lejops* Rondani e *Parhelophilus* Girschner

Ao descrever o gênero *Obmyia*, Thompson (1999) sugeriu que este deveria ser proximamente relacionado às espécies de *Helophilus* ou de *Lejops* (*Aemosyrphus*). Na topologia obtida, *Obmyia* não é nem grupo-irmão de *Helophilus*, nem de *Lejops*. Porém, faz parte de um grande clado comum aos gêneros em questão, assim como *Dolichogyna*, que já foi considerado relacionado a *Helophilus* (Fluke 1951).

*Dolichogyna* é um gênero bastante distinto entre os Syrphidae, principalmente pela sua frente amplamente desenvolvida (Hull 1949). É um gênero aparentemente restrito à América do Sul, com distribuição no Chile, Equador, Peru e Argentina (Fluke 1951). A distinção deste gênero em relação aos demais Syrphidae não está só relacionada ao desenvolvimento da frente, mas pela morfologia característica da genitália do macho. As duas sinapomorfias recuperadas para as espécies de *Dolichogyna* são caracteres exclusivos para este gênero: apódema surstilar com superfície mediana projetada [caráter 123(1)] e a presença de macrocerdas na superfície dorsal do edeago [caráter 129(1)].

Não existe na literatura um consenso quanto aos nomes de gêneros ou subgêneros válidos como parte de *Lejops*, por exemplo: **1)** em Hull (1949) *Polidontomyia* Williston, *Arctosyrphus* Frey e *Aemosyrphus* Bigot foram considerados gêneros, sendo *Lunomyia* Curran & Fluke subgênero de *Aemosyrphus*; *Lejops* Rondani e *Eurimyia* Bigot como subgêneros de *Parhelophilus* Girschner; **2)** em Wirth *et al.* (1965) *Anasimyia* Schiner, *Lunomyia* Curran & Fluke, *Eurimyia* e *Parhelophilus* foram considerados subgêneros de *Helophilus*, sendo *Lejops* sinonimizado com *Anasimyia*; *Polidontomyia*, *Arctosyrphus* e *Aemosyrphus* continuaram com status de gênero; **3)** em Vockeroth & Thompson (1987) *Anasimyia*, *Arctosyrphus*, *Aemosyrphus*, *Eurimyia*, *Lunomyia* e *Polidontomyia* foram considerados como subgêneros de *Lejops* e *Parhelophilus* como gênero; **4)** em Thompson (2000) os gêneros e subgêneros apresentados em Vockeroth & Thompson (1987) continuam a ser assumidos, mas sem a indicação do status de *Anasimyia*.

Devido aos diversos arranjos na classificação de *Lejops* como demonstrado pelos autores supracitados, a classificação apresentada por Vockeroth & Thompson (1987) foi aqui assumida.

O relacionamento entre as espécies de *Anasimyia*, *Lunomyia*, *Eurimyia* e *Parhelophilus* não demonstrou nenhuma evidência para que estes sejam considerados subgêneros de *Helophilus*, como em Wirth *et al.* (1965), bem como *Lejops* e *Eurimyia* não devem ser subgêneros de *Parhelophilus*, como em Hull (1949). Dentre os subgêneros de *Lejops*, não foi possível incluir neste estudo espécies representantes de *Arctosyrphus*.

Nos resultados de Rotheray & Gilbert (1999) um padrão interessante foi reconstruído, em que o clado (*Helophilus* (*Anasimyia* + *Parhelophilus*)) está proximamente relacionado aos resultados aqui obtidos, sugerindo uma forte evidência para o reconhecimento do clado em questão.

Em relação a *Lejops barbiellini*, esta espécie foi descrita originalmente em *Quichuana*, combinada a *Habromyia* em Hull (1946) e a *Lejops* em Morales & Marinoni (2008). Devido ao posicionamento variável desta espécie em diferentes gêneros, antes de se tomar qualquer outra decisão quanto à sua classificação, é coerente aguardar as análises filogenéticas futuras com a inclusão das espécies-tipo de *Mallota*, *Edwardsiella*, *Criorthrinx* e *Lycopale*. Com a tentativa de se resolver o status das espécies de *Mallota* e de *Habromyia* que não foram resolvidas no mesmo clado de sua espécie-tipo, talvez seja possível alocar *L. barbiellini* em algum destes gêneros. Caso contrário, novos gêneros deverão ser descritos.

O gênero *Parbelophilus*, é sustentado por oito homoplasias e compartilha o caráter 127(1) – presença de cerdas na metade infraventral do hipândrio – com *L. (Lunomyia) cooleyi* e *L. (Anasimyia) lunulatus*. Além de se assumir *Parbelophilus* como um gênero válido, nenhuma outra evidência foi encontrada para suportar a subdivisão de *Lejops* em subgêneros, tampouco para a revalidação dos mesmos como gênero. Como em breve os dados morfológicos deste estudo serão combinados a dados moleculares para a reconstrução de uma filogenia sob evidência total, decidiu-se por enquanto não tomar uma posição quanto à classificação do gênero *Lejops*.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo é, até o momento, o tratamento filogenético mais completo de *Eristalini sensu lato*. Para sua realização foi possível amostrar espécies representantes de todos os gêneros até então alocados na tribo, perfazendo uma considerável amostragem quanto à sua diversidade morfológica e distribuição geográfica. Os resultados aqui obtidos são relevantes para um melhor entendimento da evolução do grupo e para a tentativa de se estabilizar a classificação do mesmo.

Ao contrário dos resultados obtidos nos principais trabalhos que apresentavam as relações filogenéticas em Syrphidae, *Sericomyiina* não é grupo-irmão de *Eristalini s.s.* e a classificação tradicional em subtribos também não é suportada. Os padrões de relacionamento aqui apresentados vêm sendo observados em estudos moleculares realizados em paralelo na Universidade de Helsinki (Gunilla Ståhls, comunicação pessoal).

Apesar de muitos ramos estarem sendo suportados por sinapomorfias homoplásticas, a maioria destas transformações possui um alto valor do índice de retenção o que é indicativo de sua boa qualidade quanto ao fornecimento de informação filogenética.

*Sericomyiina* formou um grupo monofilético e é elevada a status de tribo, *Sericomyini* (*Eristalinae*), sendo a assimetria dos surstilos do macho a sinapomorfia para as espécies deste grupo. Na nova classificação proposta, *Sericomyini* possui cinco gêneros válidos, abrigando 45 espécies.

*Eristalini s.s.*, por sua vez, é um grupo monofilético que agrupa todas as espécies anteriormente alocadas nas subtribos *Eristaliina* e *Helophiliina*. Conforme a nova classificação, a tribo possui um total de 29 gêneros válidos, abrigando 776 espécies, sendo as subtribos dissolvidas. As sinapomorfias que suportam a tribo são a superfície anterobasal do fêmur com conjunto circular de cerdas espiniformes e veia  $A_1$  conspicuamente curvada ventralmente. Porém, este último estado de caráter é variável dentro do grupo.

A maioria dos gêneros estudados apresentou-se monofilética, exceto *Sericomyia*, *Kertesziomyia*, *Mallota*, *Habromyia* e *Lejops*. Os gêneros *Eristalis* e *Eristalinus* não tiveram sua classificação em subgêneros suportada e *Lycastrihyncha* foi considerado sinônimo júnior de *Palpada*.

Embora o gênero *Mesembrius* tenha sido reconstruído como um grupo monofilético, decidiu-se elevar o subgênero *Vadonimyia* a nível de gênero devido às suas peculiaridades morfológicas e distribuição geográfica.

O subgênero *Condidea*, antes pertencendo a *Sericomyia*, foi elevado a status de gênero para alocar a espécie *Condidea lata*.

O subgênero de *Kertesziomyia*, *Paramesembrius*, foi elevado a status de gênero.

Para a publicação deste trabalho, será feito um esforço para incluir a espécie-tipo de *Mallota* nas análises na tentativa de se estabelecer os limites deste gênero, pois as espécies examinadas neste estudo demonstraram claramente que *Mallota* é um grupo polifilético.

O gênero *Habromyia* s.s. é aqui redefinido e aloca duas espécies, *H. coeruleithorax* e uma nova espécie que será oportunamente descrita. *Habromyia chrysotaenia* e *H. lipoflava* não estão proximamente relacionadas à espécie-tipo do gênero, formando dois grupos distintos. Assim, antes de se propor novos nomes para alocar as espécies em questão, para a publicação deste trabalho será realizado um esforço para se incluir as espécies-tipo de outros três gêneros (*Edwardsiella*, *Criorthrix* e *Lycopale*) que no passado foram sinonimizados a *Habromyia*, na tentativa da possível revalidação daqueles nomes.

*Lejops* é um gênero com uma história problemática quanto sua classificação, o que é refletido pelo relacionamento obtido para o grupo. Espera-se que um melhor entendimento deste grupo seja obtido quando se realizar a análise filogenética dos dados morfológicos e moleculares combinados.

Um sumário da classificação proposta neste estudo é apresentado na seção seguinte.

## SUMÁRIO DA CLASSIFICAÇÃO PROPOSTA

Listagem em ordem alfabética dos gêneros e subgêneros da tribo Eristalini propostos na nova classificação:

- Austalis* Thompson, 2003  
*Austrophilus* Thompson, 2000  
*Axona* Walker, 1864  
*Chasmomma* Bezzi, 1915  
*Digulia* Meijere, 1913  
*Dissoptera* Edwards, 1915  
*Dolichogyna* Macquart, 1842  
*Eristalinus* Rondani, 1845  
*Eristalis* Latreille, 1804  
*Habromyia* Williston, 1888  
*Helophilus* Meigen, 1822  
     *Helophilus (Helophilus)* Meigen, 1822  
     *Helophilus (Pilinastica)* Malloch, 1922  
*Keda* Curran, 1931  
*Kertesziomyia* Shiraki, 1930  
*Lejops* Rondani, 1857  
     *Lejops (Anasimyia)* Schiner, 1864  
     *Lejops (Arctosyrphus)* Frey, 1919  
     *Lejops (Aemosyrphus)* Bigot, 1882  
     *Lejops (Eurimyia)* Bigot, 1883  
     *Lejops (Lejops)* Rondani, 1857  
     *Lejops (Lunomyia)* Curran & Fluke, 1926  
     *Lejops (Polydontomyia)* Williston, 1896  
     *Mallota* Meigen, 1822  
     *Meromacroides* Curran, 1927  
     *Meromacrus* Rondani, 1848  
     *Mesembrius* Rondani, 1857  
     *Myathropa* Rondani, 1845  
     *Obmyia* Thompson, 1999  
     *Palpada* Macquart, 1834  
         *Lycastirrhyncha* Bigot, 1859 **syn. nov.**  
     *Paramesembrius* Shiraki, 1930 **stat. rev.**  
     *Parhelophilus* Girschner, 1897  
     *Phytomia* Guérin-Méneville, 1833  
     *Quichuana* Knab, 1913  
     *Senaspis* Macquart, 1850  
     *Simoides* Loew, 1858  
     *Solenaspis* Osten-Sacken, 1881  
     *Vadonimyia* Séguy, 1951 **stat. rev.**

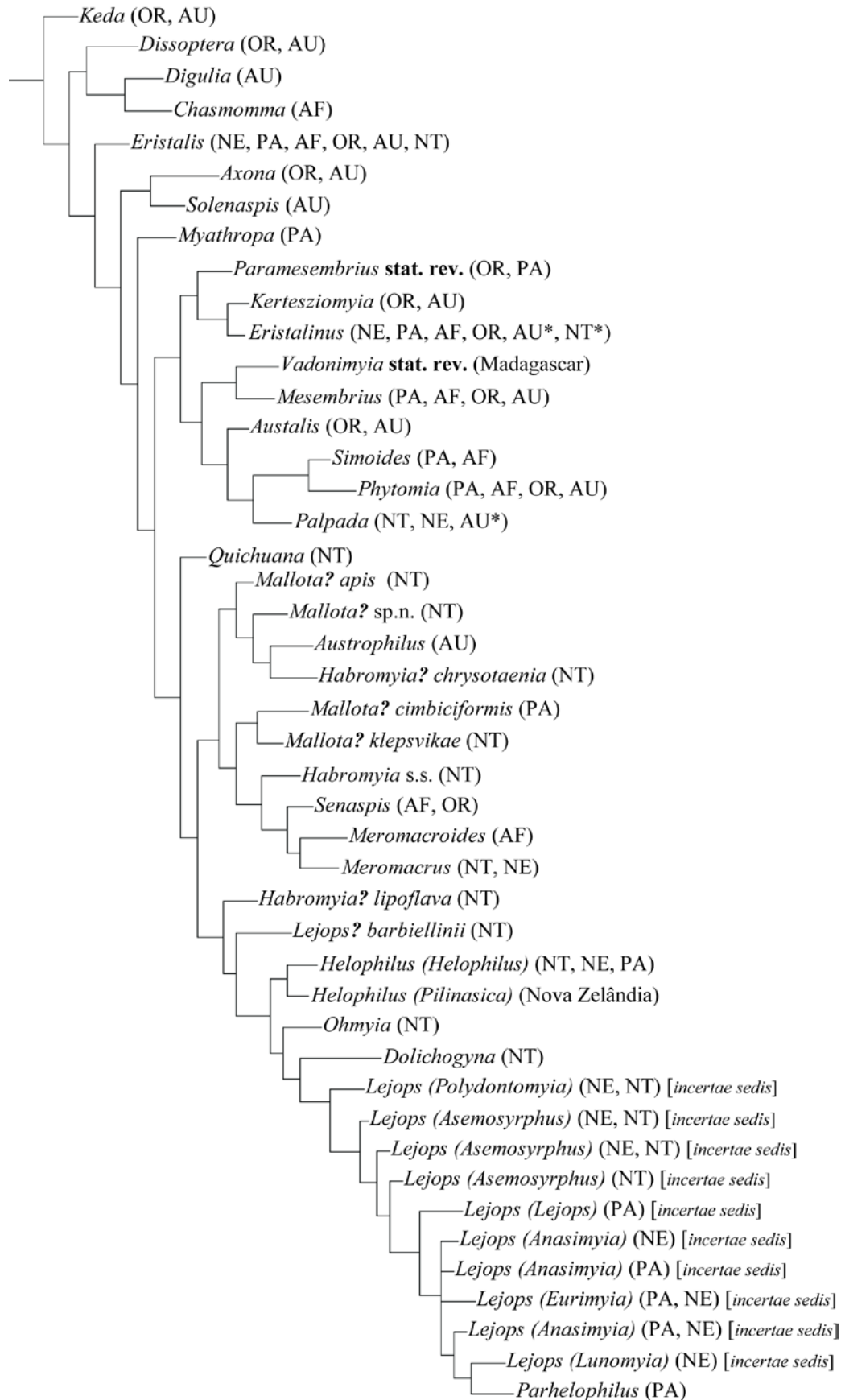


FIGURA 129. Cladograma resumindo as relações filogenéticas entre os táxons da tribo Eristalini e sua respectiva distribuição geográfica. (NT: Neotropical. NE: Neártica. PA: Paleártica. AF: Afrotropical. OR: Oriental. AU: Australásia). \* Gênero introduzido na região indicada.

Listagem em ordem alfabética dos gêneros da tribo Sericomiyini propostos na nova classificação:

**Tribo Sericomiyini stat. rev.**

*Condidea* Coquillett, 1907 **stat. rev.**

*Pararctophila* Herve-Bazin, 1914

*Pseudovolucella* Shiraki, 1930

*Pyritis* Hunter, 1897

*Sericomyia* Meigen, 1803

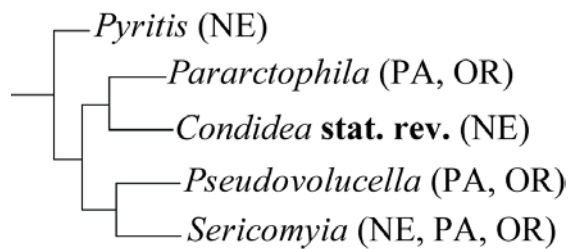


FIGURA 130. Cladograma resumindo as relações filogenéticas entre os táxons da tribo Sericomiyini e sua respectiva distribuição geográfica. (NE: Neártica. PA: Paleártica. OR: Oriental).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Austen, E.E. (1909) Zoological results of the Ruwenzori Expedition, 1905-1906. Ruwenzori expedition reports, 10. Diptera. *Transactions of the Zoological Society of London*, 19, 85–103.
- Bertone, M.A.; Courtney, G.W. & Wiegmann, B.M. (2008) Phylogenetics and temporal diversification of the earliest true flies (Insecta: Diptera) based on multiple nuclear genes. *Systematic Entomology*, 33, 668–687.
- Bezzi, M. (1911) Ditteri raccolti da Leonardo Fea Duraute il suo Viaggio nell'Africa Occidentale. Parte 1. Syrphidae. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 5, 400–443.
- Bezzi, M. (1915) *The Syrphidae of the Ethiopian Region based on material in the Collection of the British Museum (Natural History), with descriptions of new genera and species*. Trustees of the British Museum, London, 146 pp.
- Bigot, J.M.F. (1859) Dipteronum aliquot nova genera. *Revue et Magasin de Zoologie*, 2, 305–315.
- Bigot, J.M.F. (1882) Diagnoses de genres et espèces inédits de syrphides (3e partie). *Bulletin de la Societe Entomologique de France*, 2, cxxviii–cxxx.
- Bigot, J.M.F. (1883) Diptères nouveaux ou peu connus, 21<sup>e</sup> partie (1), XXXII: Syrphidi. *Annales de la Societe Entomologique de France*, 3, 221–258.
- Blatch, S.A.; Thompson, F.C. & Zumbado, M.A. (2003) A review of the Mesoamerican flower flies of the genus *Meromacrus* (Diptera: Syrphidae) including the description of a new species. *Studia Dipterologica*, 10, 13–36.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295–304.
- Brower, A.V.Z. & Schawaroch V. (1996) Three steps of homology assessment. *Cladistics*, 12, 265–272.
- Coquillett, D.W. (1907) New genera and species of Diptera. *Canadian Entomologist*, 39, 75–76.
- Cumming, J.M.; Sinclair, B.J. & Wood, M. (1995) Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera – Eremoneura. *Entomologica Scandinavica*, 26, 121–151.
- Curran, C.H. (1927) Diptera of the American Museum Congo Expedition. Part 1, Bibionidae, Bombyliidae, Dolichopodidae, Syrphidae and Trypaneidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 57, 33–89.
- Curran, C.H. (1931) Additional records and descriptions of Syrphidae from Malay Peninsula. *Journal of the Federated Malay States Museums*, 16, 290–338.
- Curran, C.H. (1939) Records and descriptions of African Syrphidae - IV (Diptera). *American Museum Novitates*, 1026, 1–10.

- Curran, C.H. & Fluke, C.L. (1926) Revision of the Nearctic species of *Helophilus* and allied genera. *Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters*, 22, 207–281.
- de Pinna, M.C.C. (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7, 367–394.
- Doczkal, D & Pape, T. (2009) *Lyneborgimyia magnifica* gen. et sp.n. (Diptera: Syrphidae) from Tanzania, with a phylogenetic analysis of the Eumerini using new morphological characters. *Systematic Entomology*, 34, 559–573.
- Duffield, R.M. (1981) Biology of *Microdon fuscipennis* (Diptera: Syrphidae) with interpretations of the reproductive strategies of *Microdon* species found north of Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 83, 716–724.
- Edwards, F.W. (1915) Report on the Diptera collected by the British Ornithologists' Union Expedition and the Wollaston Expedition in Dutch New Guinea. With a section on the Asilidae by E.E. Austen. *Transactions of the Zoological Society of London*, 20, 391–424.
- Evenhuis, N.L. (1994) *Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera)*. Backhuys Publishers, Leiden. 600 pp.
- Ferguson, E.W. (1926) Revision of Australian Syrphidae (Diptera). Part I. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 51, 137–83.
- Fitch, W.N. (1971) Toward defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. *Systematic Zoology*, 20, 406–416.
- Fluke, C.L. (1951) The genus *Dolichogyna* (Diptera, Syrphidae). *Acta Zoologica Lilloana*, 12, 465–478.
- Frey, R. (1919) Beitrag zur Kenntnis der Dipterenfauna des nordl. europäischen Russlands. II. Dipteren aus Archangelsk. *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 46, 1–32.
- Friedrich, M. & Tautz, D. (1997) Evolution and phylogeny of the Diptera: A molecular phylogenetic analysis using 28S rDNA sequences. *Systematic Biology*, 46, 674–698.
- Gilbert, F. (2005) The Evolution of Imperfect Mimicry. In: Fellowes, M.D.E.; Holloway, G.J. & Rolff, J. (Eds.). *Insect Evolutionary Ecology*. UK: CABI, Wallingford, pp. 231–288.
- Gilbert, F.; Rotheray, G.; Emerson, P. & Zafar, R. (1994) The evolution of feeding strategies. In: Eggleton, P.; Vane-Wright, R.I. (Eds.). *Phylogenetics and Ecology*. Academic press, London, pp. 322–343.
- Girschner, E. (1897) Über die postalar-membran (Schuppchen, Squamulae) der Dipteren. *Illustrierte Wochenschrift für Entomologie*, 2: 534-539, 553-559, 567-571, 586-589, 603-607, 641-645, 666-670.
- Glumac, S. (1960) Phylogenetical system of the Syrphid-flies (Syrphidae Diptera) based upon the male genitalia structure and the type of the larvae with characteristics of the Family and Tribes. *Bulletin du Muséum d'histoire naturelle de Belgrade, Series B*, 16, 82–103.

- Goffe E.R. (1952) An outline of a revised classification of the Syrphidae (Diptera) on phylogenetic lines. *Transactions Society British Entomology* 11, 97–124.
- Goloboff, P.A. (1993) Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9, 83–91.
- Goloboff, P.A. (1995) Parsimony and weighting: a reply to Turner & Zandee. *Cladistics*, 11, 91–104.
- Goloboff, P.A. (1999) Analyzing large data sets in reasonable times: Solutions for composite optima. *Cladistics*, 15, 415–428.
- Goloboff, P.A. & Farris, J.S. (2001) Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, 17, S26–S34.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008a) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.
- Goloboff, P.A.; Carpenter, J.M.; Arias, J.S. & Esquível, D.R.M. (2008b) Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics*, 24, 758–773.
- Griffiths, G.C.D. (1972) *The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha with special reference to the structure of the male postabdomen*. Series Entomologica, vol.8. 341 pp.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. (2005) *Evolution of the Insects*, Cambridge University Press, New York, 755 pp.
- Guérin-Meneville, F.E. (1833) Insectes. Pp. 441-512. In: Belanger, C., *Voyage aux Indes-Orientales*. H. Bertrand, Paris.
- Hackman, W. & Väisänen, R. (1982) Different classification systems in the Diptera. *Annales Zoologici Fennici*, 19, 209–219.
- Hawkins, J.A.; Hughes, C.E. & R.W. Scotland (1997) Primary homology assessment, characters and character states. *Cladistics*, 13, 275–283.
- Heath, T.A.; Hedtke, S.M. & Hillis, D.M. (2008) Taxon sampling and the accuracy of phylogenetic analysis. *Journal of Systematics and Evolution*, 46, 239–257.
- Hervé-Bazin, J. (1914) Note sur quelques Syrphides (Diptera) provenant de Java et de l'Inde. *Insecta*, 4, 149–154.
- Hippa, H. (1985) Morphology and taxonomy of the Malagasy genus *Vadonimyia* Séguéy (Diptera, Syrphidae). *Acta Entomologica Fennica*, 45, 31–42.
- Hippa, H.; Nielsen, T.R. & Steenis, J. van (2001) The west Palaearctic species of the genus *Eristalis* Latreille (Diptera, Syrphidae). *Norwegian Journal of Entomology*, 48, 289–327.
- Hippa, H. & Ståhls, G. (2005) Morphological characters of adult Syrphidae: descriptions and phylogenetic utility. *Acta Zoologica Fennica*, 215, 1–72.

- Huber, B.A.; Sinclair, B.J. & Schmitt, M. (2007) The evolution of asymmetric genitalia in spiders and insects. *Biological Reviews*, 82, 647–698.
- Hull, F.M. (1940) A study of Syrphid flies from Madagascar (Diptera). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 92, 309–334.
- Hull, F.M. (1945) A revisional study of the fossil Syrphidae. *Bulletin of the Museum of comparative Zoology*, 95, 249–355.
- Hull, F.M. (1946) The genus *Quichuana* Knab. *American Museum Novitates*, 1317, 1 – 17.
- Hull, F.M. (1949) The morphology and inter-relationships of the genera of Syrphid flies, recent and fossil. *Transactions of the Zoological Society of London*, 26, 257–408.
- Hunter, W.D. (1897) A contribution to the knowledge of North American Syrphidae. II. *Canadian Entomologist*, 29, 121–144.
- Katzourakis, A.; Purvis, A.; Azmeh, S.; Rotheray, G. & Gilbert, F. (2001) Macroevolution of hoverflies (Diptera: Syrphidae): the effect of using higher-level taxa in studies of biodiversity, and correlates of species richness. *Journal of Evolutionary Biology*, 14, 219–227.
- Kertész, C. (1910) *Catalogus Dipteriorum hucusque Descriptorum*, Volume VII: Syrphidae, Dorylaidae, Phoridae, Clythiidae. Engelmann, Leipzig, 470 pp.
- Knab, F. (1913) Some Neotropical Syrphidae. *Insector Inscitiae Menstruus*, 1, 13–15.
- Kovalev, V.G. (1979) The main aspects in the evolution of Diptera Brachycera in the Mesozoic Era. In: Skarlato, O.A.; Skufjin, K.V.; Narchuk, E.P.; Negrobov, O.P. & kandybina, M.N. (Eds.) *Ecological and morphological principles of Diptera systematic (Insecta)*. Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Leningrad. [Tradução em inglês, 1985, Systematics of Diptera (Insecta). Ecological and morphological principles. Amerind Publishing Co., New Delhi, viii + 185 pp.].
- Knüttel, H. & Lunau, K. (1997) *Farbige Augen bei Insekten. Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*, 11, 587–590.
- Lagrange, E.B. (1987) Notas sobre el género *Palpada* Macquart, 1834 (Dipt. Syrphidae). *Neotropica*, 32, 97–103.
- Lagrange, E.B. (1989) Revision de las especies argentinas del grupo *scutellaris* del genero *Palpada* Macquart, 1834 (Diptera, Syrphidae). *Neotropica* 35, 15–34.
- Lagrange, E.B. (1990) Revision de las especies argentinas del grupo *agrorum* del genero *Palpada* Macquart, 1834 (Diptera, Syrphidae). *Revista de la Asociacion de Ciencias Naturales del Litoral*, 21, 3–40.
- Lagrange, E.B. (1992) Revision de las especies argentinas del grupo *vinetorum* del genero *Palpada* Macquart, 1834 (Diptera, Syrphidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 50, 145–166.
- Lardé, G. (1990) Growth of *Ornidia obesa* (Diptera: Syrphidae) larvae on decomposing coffee pulp. *Biological Wastes*, 34, 73–76.

- Latreille, P.A. (1804) *Histoire naturelle, générale et particulière, des crustacés et des insectes. Tome quatorzième. Ouvrage faisant suite à l'histoire naturelle générale et particulière, composée par Leclerc de Buffon, et rédigée par C.S. Sonnini, membre de plusieurs Sociétés savantes. Familles naturelles des genres.* Dufart, Paris. 432 pp.
- Loew, (1858) Bidrag till kannedomen om Afrikas Diptera [part]. *Öfvers Vetenskapsakad Förh*, 14, 337–383.
- Macquart, J. (1834) *Historie naturelle des insectes - Dipteres*, Tome premier. Ouvrage accompagn. de planches. Roret, Paris. 578 pp.
- Macquart, J. (1842) Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. Tome deuxième.-2e partie. *Mémoires de la Société Royale des Sciences, de l'Agriculture et des Arts, de Lille*, 1841, 65–200.
- Macquart, J. (1850) Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. 4.e supplément. *Mémoires de la Société Royale des Sciences, de l'Agriculture et des Arts, de Lille* 1849, 309–479.
- Malloch, J.R. (1922) A revision of the generic status of some New Zealand Diptera. *The New Zealand Journal of Science and Technology*, 5, 227–228.
- Marcos-García, M.A.; Vujić, A. & Mengual, X. (2007) Revision of Iberian species of the genus *Merodon* (Diptera: Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 104, 531–572.
- Masetti, A.; Luchetti, A.; Sommaggio, D.; Burgio, G. & Mantovani, B. (2006) Phylogeny of *Chrysotoxum* species (Diptera: Syrphidae) inferred from morphological and molecular characters. *European Journal of Entomology*, 103, 459–467.
- McAlpine, J.F. (1989) Phylogeny and classification of the Muscomorpha. In: McAlpine, J. F. (Ed.), *Manual of Nearctic Diptera*. Vol.3, Agriculture Canada, Ottawa, Canada, pp. 1397–1518.
- Meigen, J.W. (1803) Versuch einer neuen Gattungs-Eintheilung der europäischen zweiflügeligen Insekten. *Magazin für Insektenkunde*, 2, 259–281.
- Meigen, J.W. (1822) *Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten*. Dritter Theil. Schulz-Wundermann, Hamm. 416 pp.
- Meijere, J.C.H. de (1913) Dipteren. I. Résultats de l'Expédition Scientifique Néerlandaise à la Nouvelle-Guinée en 1907 et 1909 sous les auspices de Dr. H.A. Lorentz. *Nova Guinea*, 9, 305–386.
- Mengual, X.; Ståhls, G. & Rojo, S. (2008) First phylogeny of predatory flower flies (Diptera, Syrphidae, Syrphinae) using mitochondrial COI and nuclear 28S rRNA genes: conflict and congruence with the current tribal classification. *Cladistics*, 24, 543–562.
- Mengual, X. & Thompson, F.C. (2008) A taxonomic review of the *Palpada ruficeps* species group, with the description of a new flower fly from Colombia (Diptera: Syrphidae). *Zootaxa*, 1741, 31–36.
- Metcalf, C.L. (1921) The genitalia of male Syrphidae: their morphology, with special reference to its taxonomic significance. *Annals of the Entomological Society of America*, 14, 169–225.

- Michelsen, V. (1996) Neodiptera: New insights into the adult morphology and higher level phylogeny of Diptera (Insecta). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117, 71–102.
- Mik, J. (1897) Einige Bemerkungen zur Dipteren-Familie der Syrphiden. *Wiener Entomologische Zeitung*, 16, 113–119.
- Morales, G.E. & Wolff, M. (2010) Insects associated with the composting process of solid urban waste separated at the source. *Revista Brasileira de Entomologia*, 54, 645–653.
- Morales, M.N. & Marinoni, L. (2008) Immature stages and redescription of *Lejops barbiellini* (Ceresa) (Diptera, Syrphidae) found in bromeliads in Brazil. *Zootaxa*, 1830, 37–46.
- Morales, M.N. & Marinoni, L. (2009) Cladistic analysis and taxonomic revision of the *scutellaris* group of *Palpada* Macquart (Diptera: Syrphidae). *Invertebrate Systematics*, 23, 301–347.
- Nishida, K.; Rotheray, G. & Thompson, F.C. (2002) First non-predaceous Syrphinae flower fly (Diptera: Syrphidae). A new leaf-mining *Allograpta* from Costa Rica. *Studia Dipterologica*, 9, 421–436.
- Nixon, K.C. & Carpenter J.M. (1993) On outgroups. *Cladistics*, 9, 413–426.
- Nixon, K.C. (1999) The Parsimony Ratchet, a New Method for Rapid Parsimony Analysis. *Cladistics*, 15, 407–414.
- Nixon, K.C. (2002) *Winclada, versão 1.00.08*. Publicado pelo autor. Ithaca, Nova York.
- Osten-Sacken, C.R. (1881) Enumeration of the Diptera of the Malay Archipelago collected by Prof. Odoardo Beccari, Mr. L. M. d'Albertis and others. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, 16, 393–492.
- 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.
- Pérez-Bañón, C.; Rotheray, G.; Hancock, G.; Marcos-García, M.A. & Zumbado, M.A. (2003a) Immature Stages and Breeding Sites of Some Neotropical Saprofagous Syrphids (Diptera: Syrphidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 96, 458–471.
- Pérez-Bañón, C.; Rojo, S.; Ståhls, G. & Marcos-García, M.A. (2003b) Taxonomy of European *Eristalinus* (Diptera: Syrphidae) based on larval morphology and molecular data. *European Journal of Entomology*, 100, 417–428.
- Reemer, M. & Hippha, H. (2008) Review of the species of *Pseudovolucella* Shiraki, 1930 (Diptera: Syrphidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 151, 77–93.
- Reemer, M. & Rotheray, G.E. (2009) Pollen feeding larvae in the presumed predatory syrphine genus *Toxomerus* Macquart (Diptera, Syrphidae). *Journal of Natural History*, 43, 939–949.
- Rondani, C. (1845) Ordinamento sistematico dei generi italiani degli insetti ditteri. *Nuovi Annali delle Scienze Naturali*, 2, 256–270; 443–459.
- Rondani, C. (1848) Esame di varie specie d'insetti ditteri brasiliani. *Studi Entomologici*, 1, 63–112.

- Rondani, C. (1856) *Dipterologiae Italicae Prodrumus*, Vol. 1. *Genera Italicae. Ordinis Dipteriorum. Ordinatin disposita et distincta et in familias et stirpes aggregata*. Parma, 226 pp.
- Rondani, C. (1857) *Dipterologiae Italicae Prodrumus*, Vol. 2. *Species Italicae. Ordinis Dipteriorum. In genera characteribus, definita, ordinatim collectae, methodo analitica distinctae, et novis vel minus cognitis descriptis. Oestridae: Syrphidae: Conopidae*. Parma. 264 pp.
- Rotheray, G.E. & Gilbert, F.S. (1999) Phylogeny of Palaearctic Syrphidae (Diptera): evidence from larval stages. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 127, 1–112.
- Rotheray, G.E. & Gilbert, F.S. (2008) Phylogenetic relationships and the larval head of the lower Cyclorrhapha (Diptera). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 153, 287–323.
- Rotheray, G.E. & Gilbert, F. (2011) *The Natural History of Hoverflies*. Forrest Text, Blissett Group, London. 334 pp.
- Schiner, R.J. (1864) *Catalogus Systematicus Dipteriorum Europae*. Impensis Societatis Zoologico-Botanicae e Litus. 115 pp.
- Schönrogge, K.; Barr, B.; Wardlaw, J.C.; Napper, E.; Gardner, M.G.; Breen, J.; Elmes, G.W. & Thomas, J.A. (2002) When rare species become endangered: cryptic speciation in myrmecophilous hoverflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 75, 291–300.
- Séguy, E. (1951) Trois nouveaux syrphides de Madagascar. *Revue Française d'Entomologie*, 18, 14–18.
- Sereno, P.C. (2007) Logical basis for morphological characters in phylogenetics. *Cladistics*, 23, 565–587.
- Shannon, R.C. (1921) A reclassification of the subfamilies and the genera of the North American Syrphidae. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 16, 65–72; 16, 120–128.
- Shannon, R.C. (1922) A reclassification of the subfamilies and the genera of the North American Syrphidae. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 17, 30–42.
- Shannon, R.C. (1923) A reclassification of the subfamilies and the genera of the North American Syrphidae (Diptera) – Appendix. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 18, 17–21.
- Shiraki, T. (1930) Die Syrphiden des Japanischen Kaiserreichs, mit Berücksichtigung Benachbarter Gebiete. *Memoirs of the Faculty of Science and Agriculture*, 1, 1–446.
- Shiraki, T. (1949) Studies on the Syrphidae. I. The classification of the subfamilies. *Mushi*, 20, 59–71.
- Simmons, M.P. & Webb, C.T. (2006) Quantification of the success of phylogenetic inference in simulations. *Cladistics*, 22, 249–255.
- Skevington, J.H. & Yeates, D.K. (2000) Phylogeny of the Syrphoidea (Diptera) inferred from mtDNA sequences and morphology with particular reference to classification of the Pipunculidae (Diptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16, 212–224.

- Smith, K.G.V. & Vockeroth, J.R. (1980) Family Syrphidae. *In*: Crosskey, R.W. (Ed.), *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. British Museum (Natural History) London, pp. 488–510.
- Smith, N.D. & Turner, A.H. (2005) Morphology's role in phylogeny reconstruction: perspectives from paleontology. *Systematic Biology*, 54, 166–173.
- Sommagio, D. (1999) Syrphidae: can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74, 343–356.
- Speight, M.C.D. (1987) External morphology of adult Syrphidae (Diptera). *Tijdschrift voor Entomologie*, 130, 141–175.
- Ssymank, A.; Hamm, A. & Vischer-Leopold, M. (Eds.). (2009) Caring for pollinators, safeguarding Agro-biodiversity and Wild Plant Diversity. Federal Agency for Nature Conservation (BfN). BfN-Skripten 250. Bonn-Bad Godesberg, Germany. 191 pp.
- Ståhls, G.; Hippa, H.; Rotheray, G.; Muona, J. & Gilbert, F. (2003) Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. *Systematic Entomology*, 28, 433–450.
- Thompson, F.C. (1969) A new genus of Microdontine flies (Diptera: Syrphidae) with notes on the placement of the subfamily. *Psyche*, 76, 74–85.
- Thompson, F.C. (1972) A contribution to a generic revision of the Neotropical Milesinae (Diptera, Syrphidae). *Arquivos de Zoologia*, 23, 78–215.
- Thompson, F.C. (1975a) Notes on the status and relationships of some genera in the tribe Milesiini (Diptera: Syrphidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 77(3), 291–305.
- Thompson, F.C. (1975b) The genus *Palumbia* Rondani (Diptera: Syrphidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 77, 194–211.
- Thompson, F.C. (1981) The flower flies of the West Indies (Diptera: Syrphidae). *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 9, 1–200.
- Thompson, F.C. (1997) Revision of the *Eristalis* flower flies (Diptera: Syrphidae) of the Americas South of the United States. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 99, 209–237.
- Thompson, F.C. (1999) A key to the genera of the flower flies (Diptera: Syrphidae) of the neotropical region including descriptions of new genera and species and a glossary of taxonomic terms. *Contributions on Entomology International*, 3, 319–378.
- Thompson, F.C. (2000) A new genus of Australasian flower flies (Diptera: Syrphidae). *Studia Dipterologica*, 7, 373–384.
- Thompson, F.C. (2003) *Austalis*, a new genus of flower flies (Diptera: Syrphidae) with revisionary notes on related genera. *Zootaxa*, 246, 1–19.
- Thompson, F.C. (Ed.) (2005) *Biosystematic Database of World Diptera*. Version 7.5. disponível em <<http://www.sel.barc.usda.gov/names>> (acessado em junho de 2011).

- Thompson, F.C. (2008) A conspectus of New Zealand flower flies (Diptera: Syrphidae) with the description of a new genus and species. *Zootaxa*, 1716, 1–20.
- Thompson, F.C. & Rotheray, G.E. (1998) Family Syrphidae. *In*: Papp, L., Darvas, B. (Eds.), *Manual of Palearctic Diptera*, vol. 3. Science Herald, Budapest, pp. 81–139.
- Thompson, F.C.; Rotheray, G.E. & Zumbado, M.A. (2010) Syrphidae (Flower flies). *In*: Brown, B.V.; Borkent, A.; Cumming, J.M.; Wood, D.M.; Woodley, N.E. & Zumbado, M.A. (Eds.), *Manual of Central American Diptera*. Volume 2, NRC Research Press, Ottawa, Canadá, pp. 763–792.
- Thompson, F.C.; Thompson, B.J. & Fairman, J.E. (2000) Only in Costa Rica: new Neotropical flower flies (Diptera: Syrphidae). *Studia Dipterologica*, 7, 33–43.
- Thompson, F.C.; Vockeroth, J.R. & Sedman, Y.S. (1976) Family Syrphidae. *A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States*, Departamento de Zoologia, Secretaria de Agricultura, São Paulo, 46, 195 pp.
- Thompson, F.C. & Vockeroth, J.R. (1989) Family Syrphidae. *In*: Evenhuis, N.L. (Ed.), *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. Bishop Museum Special Publication, Honolulu, pp. 437–458
- Turner, H. & Zandee, R. (1995) The behaviour of Goloboff's tree fitness measure *F*. *Cladistics* 11, 57–72.
- Vences, M.; Wollenberg, K.C.; Vieites, D.R. & Lees, D.C. (2009) Madagascar as a model region of species diversification. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 456–465.
- Vockeroth, J.R. (1969) A Revision of the genera of the Syrphini (Diptera: Syrphidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 62, 1–176.
- Vockeroth, J.R. & Thompson, F.C. (1987) Family Syrphidae. *In*: McAlpine, J. F. (Ed.), *Manual of Nearctic Diptera*. Vol.2, Agriculture Canada, Ottawa, Canada, pp. 713–743.
- Vujić, A.; Ståhls, G.; Rojo, S.; Radenkovic, S. & Simic, S. (2008) Systematics and phylogeny of the tribe Paragini (Diptera: Syrphidae) based on molecular and morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152, 507–536.
- Walker, F. (1864) Catalogue of the dipterous insects collected in Waigiou, Mysol, and North Ceram, by Mr. A. R. Wallace, with descriptions of new species. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, 7, 202–238.
- Weng, J.L. & Rotheray, G. (2008) Another non-predaceous syrphine flower fly (Diptera: Syrphidae): pollen feeding in the larva of *Allograpta micrura*. *Studia Dipterologica*, 15, 245–258.
- 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.; Beckenbach, A.T.; Courtney, G.W.; Friedrich, M.; Meier, R. & Yeates, D.K. (2011) Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 5690–5695.

- Wiegmann, B.M.; Yeates, D.K.; Thorne, J.L. & Kishino, H. (2003) Time flies, a new molecular time-scale for Brachyceran fly evolution without a clock. *Systematic Biology*, 52, 745–756.
- Williston, S.W. (1886) Synopsis of the North American Syrphidae. *Bulletin of the United States National Museum*, 31, 1–335.
- Williston, S.W. (1888) Diptera Brasiliana, ab H. H. Smith Collecta. Part I - Stratiomyidae, Syrphidae. *Transactions of the American Entomological Society*, 15, 243–292.
- Williston, S.W. (1896) *Manual of the families and genera of North American Diptera*. Ed. 2. James T. Hathaway, New Haven. 167 pp.
- Wirth, W.W.; Sedman, Y.S. & Weems Jr., H.V. (1965) Family Syrphidae. 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*. United States Department of Agriculture, Washington, D.C., pp. 557–624.
- Yeates, D.K. (2002) Relationships of extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters. *Zoologica Scripta*, 31, 105–121.
- Yeates, D.K. & Wiegmann, B.M. (1999) Congruence and controversy: Toward a higher-level phylogeny of Diptera. *Annual Reviews of Entomology*, 44, 397–428.
- 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.