

Priscylla Moll

Análise Cladística e Biogeográfica de  
Mesembrinellidae (Diptera, Oestroidea)

Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biociências da Universidade de  
São Paulo, para a obtenção de Título  
de Mestre em Ciências Biológicas, na  
Área de Zoologia

Orientador(a): Prof. Dr. Carlos José  
Einicker Lamas

São Paulo

2014

# Ficha Catalográfica

---

Moll, Priscylla

Análise Cladística e Biogeográfica de  
Mesembrinellidae (Diptera, Oestroidea)

214 p.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de  
Biotecnologia da Universidade de São Paulo.  
Departamento de Zoologia.

1. Diptera 2. Mesembrinellidae 3.  
Sistemática. 4. Biogeografia. 5. Filogenia. I.  
Universidade de São Paulo. Instituto de  
Biotecnologia. Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr(a).

---

Prof(a). Dr.(a).

Orientador(a)

## **Agradecimentos/Acknowledgments**

Agradeço à minha família por todo o apoio durante minha vida e por terem me proporcionado o privilégio de ter o estudo como meu principal objetivo.

Ao meu companheiro de vida, Silvio Nihei, pela sua enorme paciência comigo, principalmente durante a fase final desse mestrado, pela sua compreensão com meus chilikies, pelo seu amor e seu apoio, sempre. Muito obrigada meu amor! Também agradeço ao Dr. Silvio Nihei, por ter me iniciado na Dipterologia, por ter me ensinado muita coisa desde os primórdios de 2008, quando entrei em seu laboratório, e também pela contribuição direta nessa dissertação.

À todos os meus amigos, em especial àqueles do Laboratório de Sistemática e Biogeografia de Diptera (ou Laboratório de Insetos) do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP e àqueles do Laboratório de Diptera do Museu de Zoologia da USP, pela amizade e convivência, bem como ajuda psicológica, filosófica etc. Gostaria de destacar: Paula Rodrigues, pela amizade surpresa e muito agradável que surgiu na Argentina, pelo apoio tanto pessoal quanto profissional e pela revisão da dissertação; Daniel Máximo, também pela amizade e paciência em sempre me escutar reclamar de tudo; Rodrigo Dios e Filipe Gudín pela amizade e pelas discussões, especialmente na fase final; Rafaela Falaschi, pela amizade e pela disposição em sempre ajudar/escutar e Lívia Fusari pela amizade, desabafos e consolos. Também destaco João PPP (nunca sei o que significam os Pês) Barbosa (vulgo Mamilo) pela amizade e por me escutar incansavelmente, sempre que preciso.

Ao Carlos Lamas, pelo apoio e amizade, sempre presentes, mas que foram fundamentais, imprescindíveis, em alguns momentos específicos desse período, que nós sabemos muito bem quais são. Muito obrigada por ter aceitado me orientar de início, sem conhecer bem meu trabalho, e por ter me recebido no Museu de Zoologia, mesmo isso não tendo sido planejado. Além disso, claro, ao Dr. Carlos Lamas, pela orientação.

Ao Dr. Terry Whitworth por ter se dedicado a discutir meus resultados durante duas semanas inteiras em que estive na cidade de Tacoma, WA, EUA e por confiar no meu trabalho. Fico imensamente feliz pela parceria que estabelecemos. Além disso, agradeço por ter me recebido tão bem em sua casa, pela enorme hospitalidade, juntamente com sua esposa, Faye Whitworth, e as crianças, Gunny, Hunter e Zeb. *To Dr. Terry Whitworth for having discussing my results during the period I spent in the city of*

*Tacoma, WA, USA, and for having trusting my competence. I am extremely happy for the friendship we have established during this short period we have met. Besides that, I thank you and your wife, Faye Whitworth, as well as the kids Gunny, Hunter and Zeb, for all your hospitality during my stay. Thank you.*

Ao Dr. Knut Rognes pela enorme disponibilidade dada a mim, durante o ICD8 e após ele. Muito obrigada pelas discussões morfológicas e cladísticas que tivemos pessoalmente e por email, e pela paciência em analisar e estudar cada detalhe que te pedi antes de emitir uma opinião, sempre muito detalhada e bem humorada. *I am cutting the Gordian knot!*

Aos Drs. Torsten Dikow, Norman Woodley, Raymond Gagné e Lucrecia Rodrigues, pela recepção na cidade de Washington, DC, EUA, e no museu de história natural. Também agradeço à Sheila Fernandes pela companhia nesse mesmo período.

Ao querido casal Henrike e Derick Nelson pela recepção maravilhosa e por terem me proporcionado uma estada tranquila, confortável, relaxante e amigável na cidade de Washington, DC, EUA, que me causou somente momentos e lembranças positivas dessa viagem. *To the dear couple Henrike and Derick Nelson for the wonderful reception in your house, for making me feel comfortable and relaxed during my stay in Washington, DC, USA, which has caused me only positive memories of that trip. Thank you.*

Aos Professores Drs. Claudio Carvalho e Marcos Tavares, pelas discussões extremamente úteis para a composição final dessa dissertação.

Ao Dr. Sionei Bonatto, por toda a contribuição no estudo de Mesembrinellidae e por estar sempre disposto a conversar sobre o assunto. Espero que entenda meu posicionamento e as decisões tomadas aqui.

Ao Dr. Claudio Carvalho, pelo convite em apresentar os resultados de meu mestrado em seu simpósio (Advances in Neotropical Dipterology), realizado no ICD8 (International Congress of Dipterology) em Potsdam, Alemanha. Obrigada pela oportunidade.

Ao programa de pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Instituto de Biociências da Universidade São Paulo e, em especial, ao Prof. Dr. Marcelo Carvalho, coordenador, pela disposição em ajudar e pela paciência.

Ao Instituto de Biociências da Universidade São Paulo e ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), assim como seus funcionários, por todo o apoio e estrutura fornecidos.

Ao *National Museum of Natural History, Smithsonian Institution*, Washington, DC, USA, pela oportunidade de realizar um estágio em sua Instituição e por toda a estrutura fornecida para tanto.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp), pela Bolsa Regular de Mestrado (Proc. Nº 2012/09256-5) usufruída durante o período de realização do projeto e pela Bolsa de Estágio de Pesquisa no Exterior (Proc. Nº 2013/16525-5) utilizada durante os três meses de permanência nos Estados Unidos para a visita ao *National Museum of Natural History* da cidade de Washington, DC.

Aos curadores que emprestaram material para estudo e/ou me receberam pessoalmente em suas coleções: Dr. Norman Woodley, Dr. Pablo Mulieri, Dr. Joachim Ziegler, Dra. Cátia Mello-Patiu e Dr. Cláudio de Carvalho.

À toda a equipe do SISBIOTA Diptera pelas coletas produtivas e extremamente agradáveis.

Finalmente, agradeço a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização dessa dissertação.

Aprender a ver - habituar os olhos à calma, à paciência, ao deixar que as coisas se aproximem de nós, aprender a adiar o juízo, a rodear e a abarcar o caso particular a partir de todos os lados. Este é o primeiro ensino preliminar para o espírito: não reagir imediatamente a um estímulo, mas sim controlar os instintos que põem obstáculos, que isolam. Aprender a ver, tal como eu entendo, é já quase o que o modo afilosófico de falar denomina vontade forte, o essencial nisto é, precisamente, o “poder” não querer, o poder diferir a decisão. Toda a não-espiritualidade, toda a vulgaridade descansa na incapacidade de opor resistência a um estímulo - “tem” que se reagir, seguem-se todos os impulsos. Em muitos casos esse “ter que” é já doença, decadência, sintonia de esgotamento, - quase tudo o que a rudeza afilosófica designa com o nome de “vício” é apenas essa incapacidade fisiológica de não reagir. - Uma aplicação prática do ter aprendido a ver: enquanto discente em geral, chegar-se-á ser lento, desconfiado, teimoso. Ao estranho, ao novo de qualquer espécie deixar-se-á a aproximar-se com uma tranquilidade hostil, - afasta-se dele a mão. O ter abertas todas as portas, o servil abrir a boca perante o facto pequeno, o estar sempre disposto a meter-se, a lancar-se de um salto para dentro de outros homens e outras coisas, em suma, a famosa objectividade moderna é mau gosto, é algo não-aristocrático par excellence.

Friedrich Nietzsche, *in* “Crepúsculo dos Ídolos”

(...) Há muitas pessoas de visão perfeita que nada vêem. "Não é bastante não ser cego para ver as árvores e as flores. Não basta abrir a janela para ver os campos e os rios", escreveu Alberto Caeiro, heterônimo de Fernando Pessoa. O ato de ver não é coisa natural. Precisa ser aprendido. Nietzsche sabia disso e afirmou que a primeira tarefa da educação é ensinar a ver. O zen-budismo concorda, e toda a sua espiritualidade é uma busca da experiência chamada "satori", a abertura do "terceiro olho". Não sei se Cummings se inspirava no zen-budismo, mas o fato é que escreveu: "Agora os ouvidos dos meus ouvidos acordaram e agora os olhos dos meus olhos se abriram". (...)

Rubem Alves, *in* “A complicada arte de ver”

# Índice

|   |       |
|---|-------|
| Lista de Tabelas                                    |       |
| Lista de Figuras                                    |       |
| Lista de Apêndices                                  |       |
| Lista de Anexos                                     |       |
| Resumo .....  | xxii  |
| Abstract.....                                       | xxiii |
| 1. Introdução .....                                 | 24    |
| 1.1. Histórico sistemático de Mesembrinellidae..... | 31    |
| 2. Objetivos.....                                   | 35    |
| 3. Material e métodos .....                         | 35    |
| 3.1. Material de estudo .....                       | 35    |
| 3.2. Seleção de terminais .....                     | 37    |
| 3.4. Identificação e preparação do material .....   | 38    |
| 3.5. Análise cladística.....                        | 39    |
| 3.6. Registros de distribuição geográfica .....     | 41    |
| 3.7. Análises biogeográficas .....                  | 41    |
| 3.8. Ilustrações.....                               | 43    |
| 4. Resultados.....                                  | 44    |
| 4.1. Filogenia de Mesembrinellidae .....            | 44    |
| 4.1.1. Terminais .....                              | 44    |
| 4.1.2. Caracteres morfológicos .....                | 52    |
| 4.1.3. Análise cladística.....                      | 113   |
| 4.2. Biogeografia de Mesembrinellidae.....          | 135   |
| 4.2.1. Distribuição geográfica das espécies.....    | 135   |
| 4.2.2. Análises biogeográficas .....                | 144   |
| 5. Discussão.....                                   | 147   |

|   |     |
|---|-----|
| 5.1. Breves considerações sobre posicionamento de Mesembrinellidae e relacionamentos no grupo externo.....  | 147 |
| 5.2. O relacionamento de Mesembrinellidae com as subfamílias Phumosiinae, Auchmeromyinae e Bengaliinae..... | 149 |
| 5.3. Monofilia de Mesembrinellidae .....  | 150 |
| 5.4. Relações internas de Mesembrinellidae .....  | 152 |
| 5.5. Cenários biogeográficos em Mesembrinellidae.....   | 157 |
| 5.6. O que é um gênero e como estabelecer sua validade? Implicações na taxonomia de Mesembrinellidae.....   | 159 |
| 6. Conclusões.....  | 164 |
| 7. Referências bibliográficas .....   | 166 |
| APÊNDICES .....   | 176 |
| ANEXOS .....  | 192 |



## Resumo

Mesembrinellidae é um grupo de dípteros de distribuição exclusivamente Neotropical, habitantes de florestas úmidas do Sul do México ao Norte da Argentina. Atualmente são conhecidas 36 espécies e seu posicionamento dentro da superfamília Oestroidea, bem como sua classificação interna, vem gerando frequentes discussões na literatura, com propostas bastante divergentes. Tradicionalmente, Mesembrinellidae é considerado uma subfamília de Calliphoridae *s.l.* No entanto, devido a características morfológicas e biológicas peculiares desse grupo, diversos autores propuseram a elevação para o *status* de família, como considerado no presente trabalho. Os objetivos desse trabalho eram: testar a monofilia de Mesembrinellidae; testar a monofilia dos gêneros subordinados; encontrar uma hipótese de agrupamento entre as espécies do grupo e realizar um estudo biogeográfico de Mesembrinellidae, a partir da filogenia gerada. Para tanto, foram construídos 120 caracteres morfológicos e foram realizadas análises cladísticas, sob pesagem igual e implícita dos caracteres. Para a análise de pesagem igual foram obtidas 392 árvores igualmente parcimoniosas (L=671; IC=21; RI=67), porém o consenso estrito mostrou diversas politomias. A análise de pesagem implícita resultou em uma árvore mais parcimoniosa (L=679; CI=21; RI=67;  $k=9,6875$ ), muito mais resolvida que a análise anterior. A maioria dos gêneros foram recuperados como monofiléticos, no entanto foram mal suportados, tanto pela ausência de sinapomorfias, na maioria deles, quanto pelo baixo suporte de ramos. As análises biogeográficas mostraram que Mesembrinellidae tem uma origem mais ao sul da região Neotropical, tendo sua distribuição expandida para Norte. Além disso, a área de interseção das Américas do Sul e Central parece ter papel fundamental na evolução biogeográfica do grupo, sendo área ancestral de dois grandes clados. O relacionamento entre as áreas mostrou que o norte da Amazônia é mais proximamente relacionado ao Chaco do que as demais regiões neotropicais florestadas, o que refuta a hipótese de que a diagonal seca do continente sul americano teria uma história isolada das regiões florestadas. De acordo com os resultados obtidos no presente estudo e pelos gêneros de Mesembrinellidae serem pouco suportados pelos nossos dados, nós concluímos que todos os gêneros sejam sinonimizados a *Mesembrinella*.

**PALAVRAS-CHAVE:** Diptera, Mesembrinellidae, Sistemática, Biogeografia, Filogenia.

## ***Abstract***

Mesembrinellidae is an exclusive Neotropical group of Diptera, which includes 36 described species. Members of this group are restricted to tropical rainforests and found from Southern Mexico to Northern Argentina. The placement of this family within Oestroidea has generated frequent discussions in the literature. Traditionally, the group has been placed within the Calliphoridae *s.l.*, but some authors have suggested the subfamily merits full species *status*. In addition, the interspecific relationships of this group remained unclear and some genera appeared not to be monophyletic. In this study, the main goals were: to test Mesembrinellidae monophyly; to test genera monophyly; to infer the relationships of Mesembrinellidae species and to perform a biogeographic analysis, based on the phylogenetic hypothesis. One hundred twenty (120) characters were constructed and cladistics analyses were performed, under equal and implied weighting schemes. Under the equal weighting analysis, 392 equally parsimonious trees were obtained (L=671; IC=21; RI=67), with the strict consensus showing many polytomies in the cladogram. On the other hand, the implied weighting analysis resulted in only one most parsimonious tree (L=679; CI=21; RI=67;  $k=9,6875$ ), much more structured and with few polytomies, in comparison to the previous analysis. The results indicated most of genera were recovered as monophyletic. However, they were poorly supported, because of the absence of synapomorphies and a low branch support. The biogeographic analyses showed Mesembrinellidae's origin was probably in South America and the southernmost part of Central America, having dispersed later on to Central America. Moreover, the area (Pacific Dominion) that connects Central and South America seems to play an important role in Mesembrinellidae biogeographic evolution, being the ancestral area for two major clades inside the group, in different times. Furthermore, the area relationships indicated the northern part of the Amazon is more closely related to the dry central areas of South America than to jungle regions of this continent, which contradicts the theories about the dry areas being disconnected and having an isolated history in the Neotropical region. Given the results of this study of mesembrinellid genera, and the fact that the genera were weakly supported by our data, we conclude that for now, all species should be placed in a single genus, *Mesembrinella*.

**KEY-WORDS:** Diptera, Mesembrinellidae, Systematics, Biogeography, Phylogeny.

## 1. Introdução

A família Mesembrinellidae pertencem ao grupo dos Schizophora, que compreende cerca de 75 famílias e abrange a maior diversidade de dípteros, cuja monofilia é bem suportada por características relacionadas à emergência do adulto de seu pupário (Yeates & Wiedemann, 1999). Tradicionalmente, eram reconhecidos dois grupos dentro de Schizophora, Acalyptratae e Calyptratae, pela presença ou não da caliptra inferior muito desenvolvida (Griffiths, 1972). Porém, trabalhos recentes apontam para a não monofilia dos acaliptrados, que não apresentam nenhuma característica sinapomórfica convincente (Yeates *et al.*, 2007). Entretanto, os Calyptratae, são bem suportados em todas as filogenias propostas (e.g. Wiegmann, 2011).

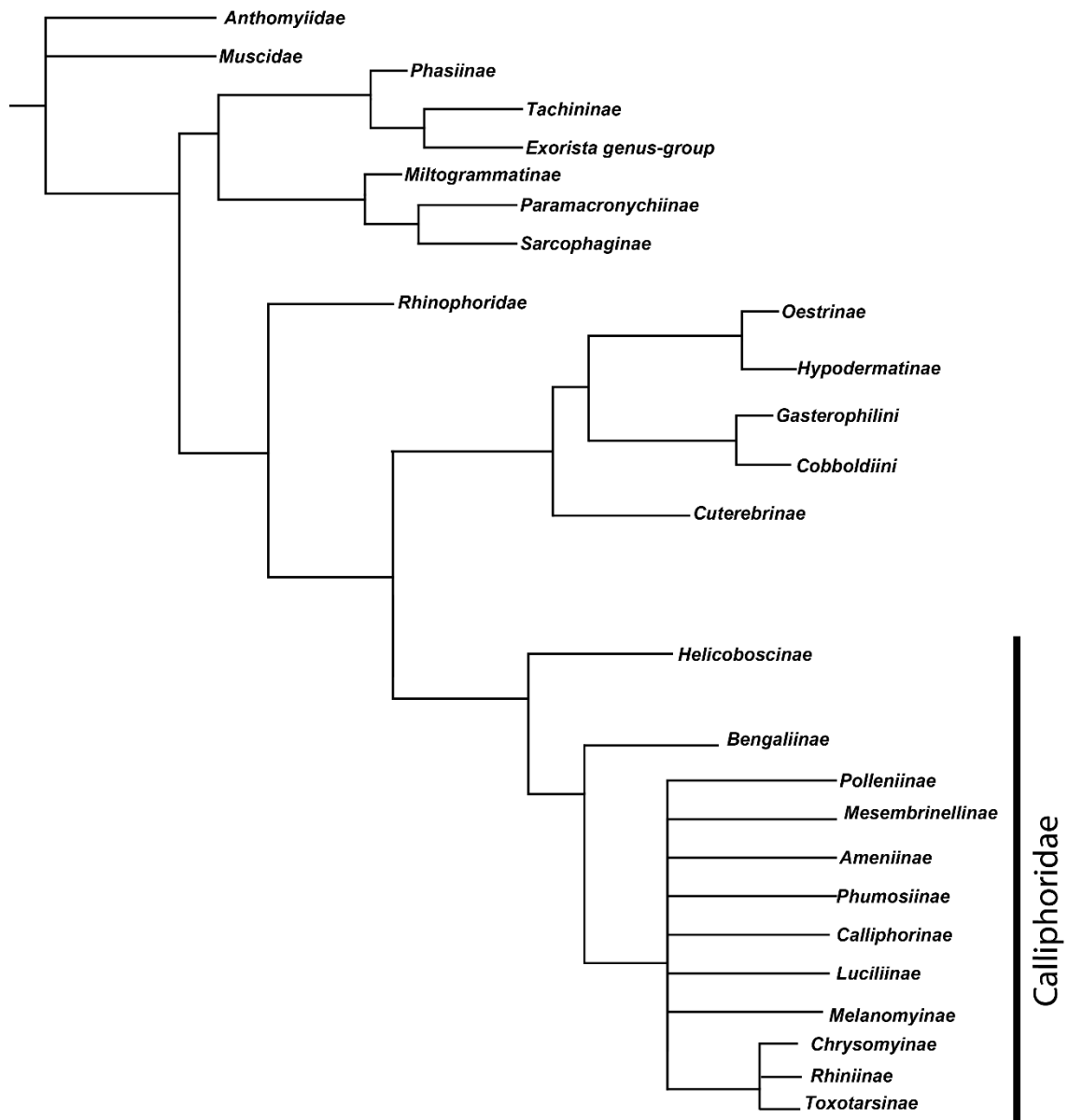
Dentro do clado dos Calyptratae, são tradicionalmente reconhecidas três superfamílias, Hippoboscoidea, Muscoidea e Oestroidea (McAlpine, 1989). Hippoboscoidea é composta pelas famílias Glossinidae, Streblidae e Hippoboscidae, parasitas de aves e mamíferos (Brown *et al.*, 2009). Já Muscoidea inclui as famílias Fanniidae, Scatophagidae, Anthomyiidae e Muscidae. Entretanto, trabalhos recentes apontam para a parafilia dessa superfamília (e.g. Kutty *et al.*, 2008; 2010). A superfamília Oestroidea é, tradicionalmente, composta pelas seguintes famílias: Sarcophagidae, Rhinophoridae, Tachinidae, Oestridae e Calliphoridae *sensu lato*. O grupo é suportado pelas seguintes sinapomorfias: fileira de cerdas no méron; tufo de sétulas no anatergito; veia M curvada anteriormente e falo com dentículos (Griffiths 1982, McAlpine 1981, Pape 1992; Yeates & Wiegmann, 1999). Contudo, sua classificação interna é bastante controversa na literatura (e.g. Rognes, 1997; Yeates & Wiegmann, 1999; Yeates *et al.*, 2007; Kutty *et al.*, 2010; Wiegmann, 2011), principalmente quanto à monofilia de Calliphoridae, e trabalhos mais recentes apontam para a elevação do *status* de família de alguns grupos controversos, como Mesembrinellidae e Rhiniidae (e.g. Rognes, 1997, Kutty, 2010, Marinho *et al.*, 2012).

Calliphoridae é uma família de Diptera, de coloração metálica em todo ou em parte do corpo, em sua maioria, podendo variar entre 4 e 16 mm de comprimento

(Shewell, 1981; Vargas & Wood, 2009). Assemelham-se aos Sarcophagidae e Tachinidae pela presença de cerdas no méron e da curvatura da veia M em direção à margem anterior da asa. São considerados o grupo de moscas de maior importância forense (*e.g.* Pohjoismäki *et al.*, 2010) e médico-veterinária (*e.g.* Guimarães *et al.*, 1983; Nascimento *et al.*, 2005; Stevens *et al.*, 2006) pelo hábito saprófago das larvas de diversas espécies, que podem causar doenças e transtornos aos homens e aos animais, como por exemplo miíases (Guimarães *et al.*, 1983). Os califorídeos estão distribuídos em todas as regiões biogeográficas do mundo, exceto Antártica. Possuem cerca de 100 gêneros e mais de 1500 espécies (Pape & Thompson, 2010), sendo que destas, 130 são conhecidas da região Neotropical (Amorim *et al.*, 2002).

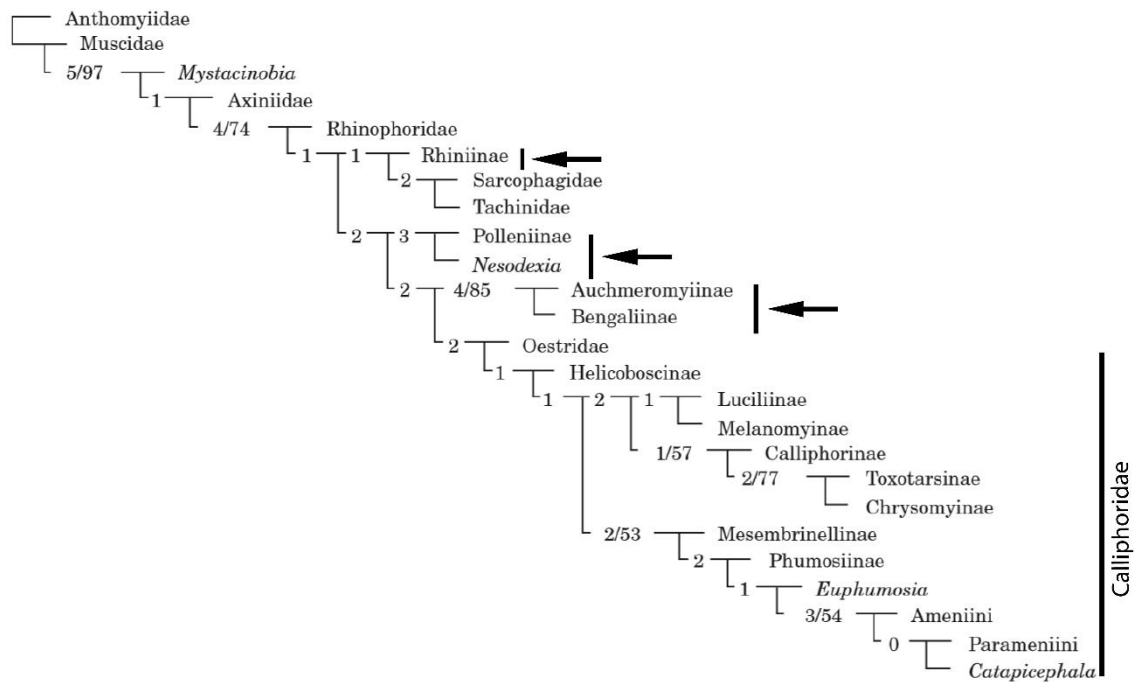
Rognes, (1986, 1991) afirma que Calliphoridae é provavelmente um grupo natural pelas seguintes características: presença de cerdas no pró-externo, pró-pleura e parede pós-alar; machos com a região distal dos processos laterais muito esclerosados, livre da parede do distifalo por uma distância considerável e no formato de um longo e estreito processo, gancho ou uma placa nua ou denticulada; e coloração metálica do tórax e abdômen. Dentro da família, esse autor reconhece as subfamílias: Calliphorinae, Chrysomyinae, Helicoboscinae, Luciliinae, Melanomyinae, Poleniinae e Rhiniinae. Cabe destacar que as classificações propostas nesses trabalhos não foram embasadas em uma análise cladística.

Pape (1992; Fig. 1), por sua vez, realiza a primeira análise filogenética importante para Oestroidea e recupera Calliphoridae como grupo monofilético, suportado pelas seguintes sinapomorfias: falos com pontas livres do processo dorsolateral e barras parastomais presentes. Segundo Pape, os califorídeos seriam grupo irmão de Oestridae e as famílias Sarcophagidae e Tachinidae seriam proximamente relacionadas. Contudo, o relacionamento entre as subfamílias de Calliphoridae é bastante inconclusivo, apresentando como resultado uma politomia entre a maioria delas.



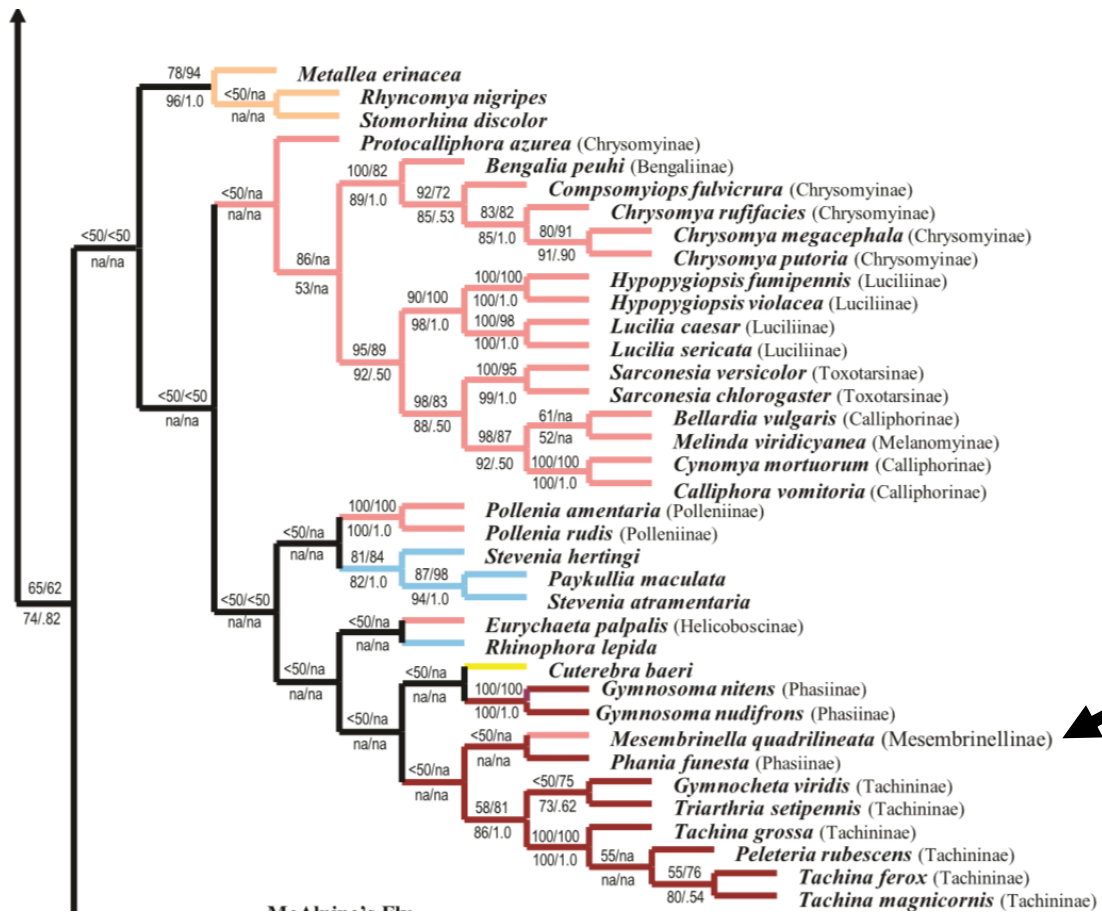
**Figura. 1.** Cladograma adaptado do resultado da análise cladística de Oestroidea, com base em caracteres morfológicos, implementada por Pape (1992).

Posteriormente, Rognes (1997) realiza um estudo filogenético de Calliphoridae, utilizando caracteres morfológicos. Seus resultados corroboram a hipótese levantada por Hennig (1973) sobre a polifilia dessa família. Essa polifilia se dá pela presença da família Oestrídeas dentro de Calliphoridae e a então subfamília Rhiniinae fora dela. Mesembrinellidae, por sua vez, aparece dentro do clado dos califorídeos, sendo grupo irmão de um clado formado por Phumosiinae, *Euphumosia*, Ameniini, Parameniini e *Catapicephala* (Fig. 2).

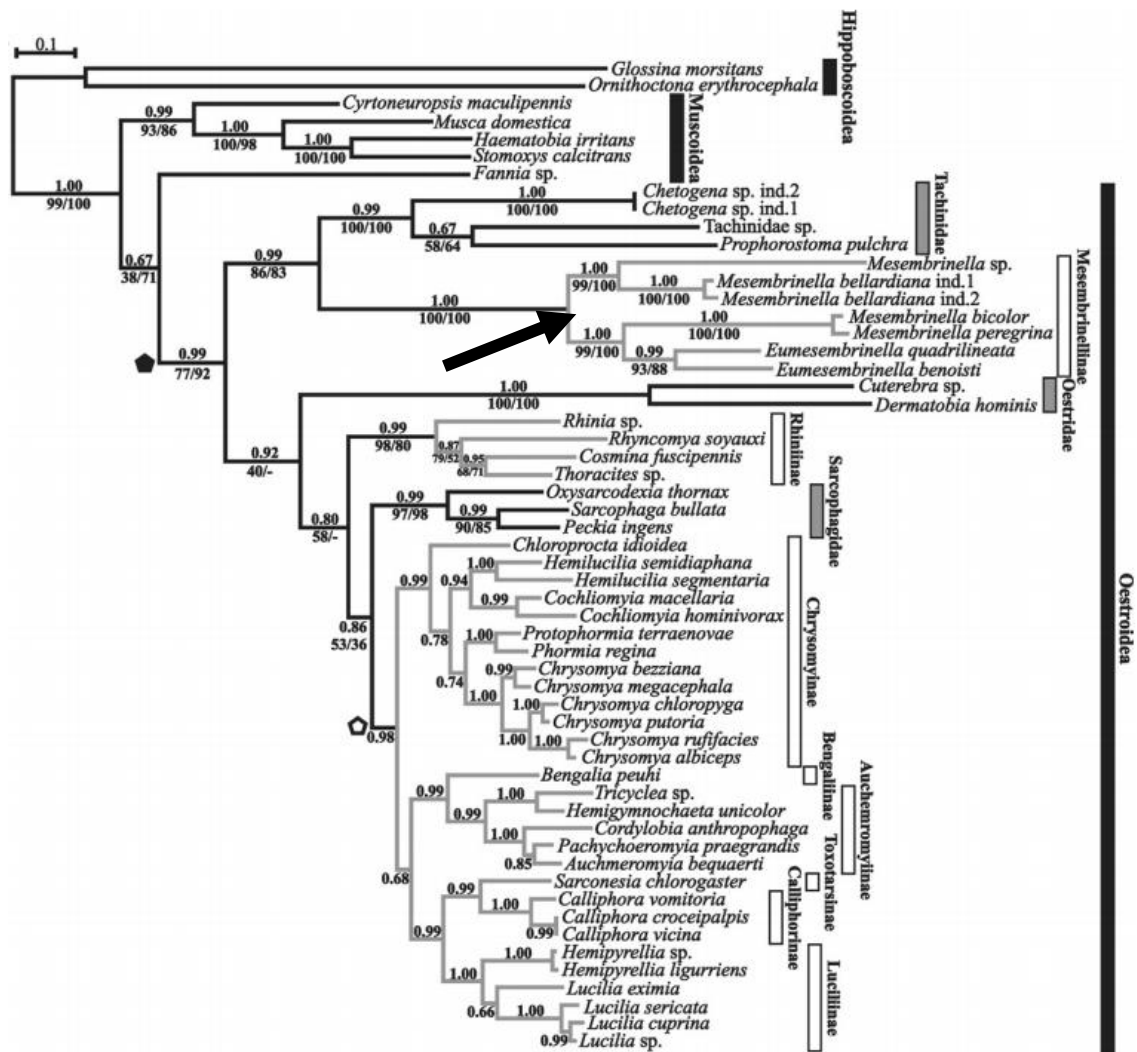


**Figura 2.** Cladograma retirado de Rognes (1997) representando os resultados da análise cladística de Calliphoridae, com base em caracteres morfológicos. As barras e flechas indicam Calliphoridae *sensu lato*.

Mais adiante, Kutty *et al.* (2010) inferem uma filogenia molecular dos Calypterae (Fig. 3) e constataam o posicionamento dos mesembrinelídeos dentro da família Tachinidae, grupo irmão de uma das espécies representantes da subfamília Phasiinae, que também se mostra polifilética. Além do posicionamento de Mesembrinellidae, a polifilia de Calliphoridae se deu pelas ausências de Poleniinae e Helicoboscinae dentro do clado dos Calliphoridae. Nesse trabalho, Rhiniidae já era tratado como família pelos autores, por indicação da análise feita por Rognes (1977), que encontrou essa família fora do clado dos Calliphoridae. Nos últimos anos, dois trabalhos de filogenias moleculares confirmam o posicionamento de Mesembrinellidae, conferindo status de família ao clado, fora de Calliphoridae. Em Marinho *et al.* (2012), Mesembrinellidae é grupo irmão de Tachinidae e em Singh & Wells (2013), um clado separado dentro de Oestroidea, o que corrobora a hipótese do status de família proposto por Guimarães (1977). Tais resultados corroboram a hipótese intuitiva de Guimarães (1977), que já havia proposto que o grupo deveria receber status de família.

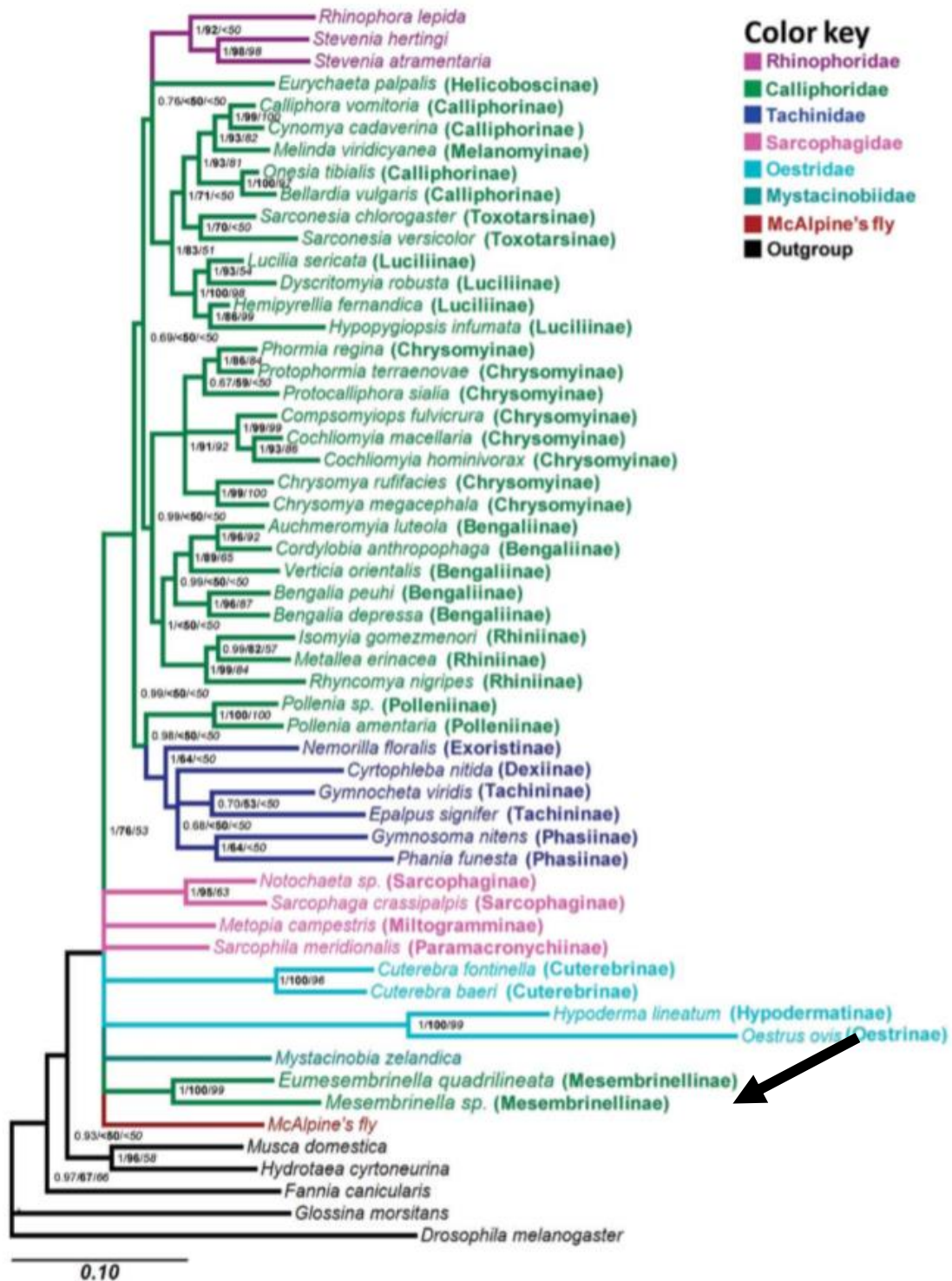


**Figura 3.** Parte do cladograma obtido de Kutty *et al.* (2010) representando os resultados de análise cladística com base em dados moleculares. Em rosa, a família Calliphoridae e em vermelho, Tachinidae. A flecha indica o posicionamento de Mesembrinellidae.



**Figura 4.** Parte do cladograma retirado de Marinho *et al.* (2012), obtido por análise cladística baseada em dados moleculares. A flecha indica o posicionamento de Mesembrinellidae.





**Figura 5.** Cladograma retirado de Singh & Wells (2013), obtido por meio de análise cladística com base em dados moleculares. A flecha indica o posicionamento de Mesembrinellidae.

## 1.1. Histórico sistemático de Mesembrinellidae

Mesembrinellidae é um grupo de moscas exclusivamente Neotropicais (Bonatto & Marinoni, 2005), encontrados em florestas tropicais úmidas (Guimarães, 1977) desde o sul do México até o norte da Argentina (Peris & Mariluis, 1984). São bastante restritas quanto ao seu habitat, Devido à especificidade do ambiente que ocupam, os mesembrinelideos foram classificados como assinatrópicos, por não serem capazes de conviver no mesmo ambiente que a espécie humana (Mello *et al.*, 2007; Ferrera, 1978). Por isso, podem ser utilizados como bioindicadores de áreas preservadas (Gadelha *et al.*, 2009). Previamente ao presente trabalho, eram reconhecidas 36 espécies distribuídas em nove gêneros (Mello, 1967; Guimarães, 1977; Toma & Carvalho, 1995; Bonatto, 2001; Bonatto & Marinoni, 2005; Wolff, 2013; Wolff *et al.* 2013a; Wolff *et al.*, 2013b).

O gênero *Mesembrinella* foi descrito por Giglio-Tos (1893), para abrigar as espécies *Musca quadrilineata* Fabricius, 1805 e *Musca bicolor* Fabricius, 1805. Então, Brauer (1895) alocou o gênero dentro de Muscidae Testaceae, grupo inicialmente criado por Robineau-Desvoidy (1830) para abrigar *Bengalia*, *Phumosia*, *Ormia* e *Palpostoma*, que sofreu algumas modificações feitas por autores subsequentes (e.g. Villeneuve, 1920). Dentre essas, destaca-se a revisão do grupo Muscidae Testaceae, que terminou com 29 espécies (Surcouf, 1919).

Townsend (1918) descreveu o gênero *Huascaromusca* (espécie tipo *H. cruciata* Townsend, 1918) com base na presença de cerdas disciais no quinto tergito abdominal, característica exclusiva desse grupo. Aldrich (1922), em seu trabalho sobre o gênero *Mesembrinella* e outras moscas do grupo Muscidae Testaceae, redescreveu as espécies conhecidas de *Mesembrinella* e descreveu novas espécies, além de sinonimizar o gênero *Huascaromusca* à *Mesembrinella*. Nesse trabalho, o autor não fez nenhuma modificação sobre o posicionamento do grupo, mantendo-o em Muscidae Testaceae.

Shannon (1923), por sua vez, foi o primeiro autor a comentar sobre as afinidades de *Mesembrinella* com a família Calliphoridae, considerando a presença de cerdas no prosterno o caráter unificador.

No entanto, Townsend (1931) descreveu o gênero *Eumesebrinella* (espécie tipo *Musca quadrilineata* Fabricius, 1805) e, em seu trabalho posterior (Townsend, 1935) realocou os gêneros *Mesebrinella* e *Eumesebrinella* para a tribo Mesebrinellini dentro da família Rhiniidae, que também incluía as tribos Rhiniini, Bengaliini e Poleniini.

Hall (1948) reconheceu a existência de cinco subfamílias dentro de Calliphoridae, inclusive Mesebrinellinae. Entretanto, apesar de manter Mesebrinellinae em Calliphoridae, o autor lista diversas características divergentes entre esses dois grupos, sugerindo a existência de uma linhagem distinta daquela dos verdadeiros Calliphoridae. Dentre essas características, uma das mais marcantes é a viviparidade adenotrófica, em que as larvas se desenvolvem dentro do oviduto materno e são liberadas para o meio externo somente no último instar, quando imediatamente empupam (Guimarães, 1977). Essa característica biológica faz com que as larvas de Mesebrinellidae não sejam capazes de colonizar matéria orgânica em decomposição, pois a fêmea não efetua a postura de ovos no ambiente. Isso diferencia essas espécies das demais espécies de califorídeos.

A despeito da sugestão de Hall (1948), Roback (1951), em sua classificação dos muscóideos caliptrados, manteve o posicionamento de Mesebrinellinae dentro de Calliphoridae. Já Crosskey (1965), em sua revisão da subfamília Ameniinae, comentou sobre os grupos anômalos dentro de Calliphoridae, sendo um deles Mesebrinellidae, e sugeriu que esses fossem elevados ao *status* de família. Autores subsequentes (Mello, 1967; James, 1970) não seguiram a proposta de Crosskey (1965).

Mello (1967) fez uma segunda revisão do grupo, após Aldrich (1922), e descreveu os novos gêneros *Laneella* (espécie tipo *Mesebrinella brunripes* Surcouf, 1919) e *Albuquerquea* (espécie tipo *A. latifrons* Mello, 1967), além de descrever algumas espécies novas em gêneros existentes. James (1970), em seu catálogo da família Calliphoridae, incluiu a subfamília Mesebrinellinae, com 17 espécies em quatro gêneros.

Uma terceira revisão abrangente de Mesebrinellidae foi feita por Guimarães (1977) que, influenciado pelas ideias de Crosskey (1965), reafirmou que

Mesembrinellinae é um grupo anômalo, designando, pela primeira vez, a família Mesembrinellidae. Nesse trabalho, o autor descreveu os gêneros *Thompsoniella* (espécie tipo *T. anomala* Guimarães, 1977) e *Souzalopesiella* (espécie tipo *Mesembrinella facialis* Aldrich, 1922), além de descrever várias espécies novas e fazer inúmeras contribuições para o estudo biológico e morfológico desse grupo. Certamente, como apontou Hall (1948) e resumiu Guimarães (1977), os mesembrinellíneos são muito distintos do restante dos grupos que compõem a família Calliphoridae, principalmente no que diz respeito à biologia reprodutiva, à morfologia da genitália e à anatomia externa.

Quase 20 anos mais tarde, Toma & Carvalho (1995) realizaram o primeiro estudo de Mesembrinellinae após o advento da sistemática filogenética de Hennig (1966). Os autores utilizam o *status* de subfamília para o grupo (Mesembrinellinae), não seguindo a proposta de Guimarães (1977). Nesse trabalho, os autores investigaram o relacionamento entre as espécies e gêneros de Mesembrinellidae, com ênfase no gênero *Eumesembrinella* e postularam que o provável grupo irmão de Mesembrinellidae seria a subfamília Ameniinae, pela presença do subescutelo desenvolvido e, ainda, pela ausência de um ovopositor telescópico, característico dos demais califorídeos. Além disso, levantaram diversos caracteres importantes à morfologia de Mesembrinellidae, tais como aqueles que compõem as sinapomorfias que sustentam a monofilia do grupo: espiráculo metatorácico único, reniforme, com abertura dorsal; espermateca alongada e esclerosada; asa com mácula na porção médio-apical, próximo às veias  $R_1$  e  $R_{2+3}$ ; estemito 8 ausente na fêmea e afilamento da porção apical da espermateca.

Bonatto (2001), em sua tese de doutorado, realizou uma revisão bastante detalhada de todas as espécies de Mesembrinellidae, além de descrever gêneros e espécies novas (Bonatto & Marinoni, 2005). Também apresentou uma análise cladística contendo todas as espécies do grupo, em que forneceu diversos caracteres importantes para uma melhor compreensão morfológica dessas espécies, bem como relacionamento entre elas. Este trabalho foi extremamente importante para a taxonomia e morfologia de Mesembrinellidae.

Como pôde ser compreendido no histórico apresentada acima, Mesembrinellidae é, certamente, um grupo extremamente complexo e há pouco

consenso sobre diversos aspectos da sua classificação, além de seu posicionamento dentro de Oestroidea, e todos os esforços em tentar elucidar esses aspectos ainda não foram suficientes. Dessa forma, acredita-se que esse grupo ainda necessita de estudos mais aprofundados, envolvendo aspectos dos seus relacionamentos internos, posicionamento dentro de Oestroidea, biologia, bioecografia etc.

O presente trabalho é o primeiro a realizar uma análise cladística muito abrangente do grupo, envolvendo um número bastante extenso de terminais do grupo externo, contendo espécies de todas as famílias de Oestroidea (Calliphoridae, Tachinidae, Sarcophagidae, Rhinophoridae e Rhiniidae). Além disso, é o primeiro a fornecer mapas de distribuição com uma quantidade bastante elevada de localidades geográficas e a realizar análises biogeográficas de acordo com os paradigmas da biogeografia moderna, com análises formais. Previamente ao presente estudo, as únicas iniciativas biogeográficas existentes para o grupo foram apresentadas por meio de mapas de distribuição, fornecidos por Guimarães (1977), porém com uma quantidade bastante limitada de localidades geográficas.

## 6. Conclusões

- A monofilia da família Mesembrinellidae é confirmada pela presença de três sinapomorfias: espiráculo metatorácico reniforme (45), surstilo fundido ao epândrio (107) e esternito 8 ausente na fêmea (100). Esses resultados diferem, em parte, de autores que estudaram esse grupo previamente (Bonatto, 2011; Guimarães, 1977; Toma & Carvalho, 1995), principalmente devido à forma das espermatecas. Optou-se por considerar Mesembrinellidae uma família dentro de Oestroidea, como sugere todos os trabalhos filogenéticos mais recentes (e.g. Kutty *et al.*, 2010, Marinho *et al.*, 2012, Singh & Wells, 2013).
- Os gêneros até então considerados válidos para o grupo, embora recuperados como clados monofiléticos, possuem suporte muito baixo, tanto de caracteres, com ausência de sinapomorfias, quanto de suporte de ramos. Acredita-se que, possivelmente, esses clados sejam somente agrupamentos de espécies dentro de Mesembrinellidae, mas que não mereçam *status* de gênero. Optou-se, portanto, pela sinonímia de todos os gêneros a *Mesembrinella*. Dessa maneira, diversas espécies foram revalidadas a *Mesembrinella*, uma vez que já foram realocadas nesse gênero previamente e, para as demais, foram feitas novas combinações.
- A família Mesembrinellidae parece estar mais relacionada as seguintes subfamílias de Calliphoridae: Auchmeromyiinae, Bengaliinae e Phumosiinae. Esse resultado, em parte, corrobora o que foi proposto por Rognes (1997), de que Mesembrinellidae seria grupo irmão de Phumosiinae.
- Na presente análise, o clado dos mesembrinelideos foi recuperado dentro de Calliphoridae *s.l.*, que se mostrou monofilético. Entretanto, o objetivo desse trabalho não era fazer afirmações sobre posicionamento de Mesembrinellidae dentro de Oestroidea nem verificar a monofilia de Calliphoridae, pois acredita-se que, para esse propósito, a amostragem utilizada deva ser mais representativa.
- A origem biogeográfica de Mesembrinellidae parece ter ocorrido na América do Sul e parte da América Central, tendo sua distribuição aumentada posteriormente por dispersões, em sentido norte.

- O Domínio do pacífico (Área D) parece ter um papel essencial na evolução biogeográfica de Mesembrinellidae, sendo área ancestral de dois dos 3 grandes clados da família, em momentos diferentes no tempo.
- Embora o grupo seja exclusivamente de áreas florestadas na região Neotropical, parte da Amazônia norte parece estar mais relacionada à diagonal seca da América do Sul do que às demais regiões florestadas do continente, o que indica uma importante troca de faunas entre essas duas regiões, contrariando as teorias de que a diagonal seca seja uma área com história isolada nessa região.

## 7. Referências bibliográficas

- ALDRICH, J. M. 1922. The Neotropical Muscoid Genus *Mesembrinella* Giglio-Tos and Other Testaceous Muscoid Flies. **Proc. V.S. Nat. Mus.** 62: 1–36.
- ALMEIDA, E. A. B. & SANTOS, C. M. D. 2011. Lógica da Biogeografia de Vicariância. In: de CARVALHO, C. J. B. & ALMEIDA, E. A. B. (Eds.). *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. São Paulo, Brasil. Editora Roca. p. 52–62.
- AMORIM, D. S. & PIRES, M. R. S. 1996. Neotropical Biogeography and a Method for Maximum Biodiversity Estimation. In: BICUDO, C. E. M. & MENEZES, N. A. (Eds.). *Biodiversity in Brazil, a First Approach*. São Paulo, Brasil. CNPq. p. 183–219.
- AMORIM, D. S.; SILVA, V. C. & BALBI, M. I. P. A. 2002. Estado do Conhecimento de Diptera Neotropicais. In: COSTA, C.; VANIN, S. A.; LOBO, J. M. & MELIC, A. (Eds.). *Proyecto Red Iberoamerica de Biogeografía y Entomología Sistemática (PRIBES)*. Zaragoza. Sociedad Entomológica Aragonesa – SEA. v.2. p. 29–36.
- BARRIEL, V. & TASSY, P. 1998. Rooting with Multiple Outgroups: Consensus Versus Parsimony. **Cladistics** 14: 193–200
- BONATTO, S. R. 2001. Revisão e Análise Cladística ee Mesembrinellidae *stat. rev.* (Diptera, Oestroidea). Tese de Doutorado, Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Entomologia), Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.
- BONATTO, S. R. & MARINONI, L. 2005. Gêneros e Espécies Novos de Mesembrinellinae (Diptera, Calliphoridae) da Costa Rica e Venezuela. **Revista Brasileira de Zoologia** 22: 883–890.
- BRAUER, F. 1895. Bemerkugen zu Einigen Neuen Gattungen der Muscarien und Deutung Einiger Original-Exemplare. **Sitz. K. Akad. Wiss. Wien, Math, Naturw.** 104: 582–604.
- BRAUER, F & J. E. von BERGENSTAMM. 1893. Die Zweiflüger des Kaiserlichen Museums zu Wien. VI. Vorarbeiten zu Einer Monographie des Muscaria



- Schizometopa (Exclusive Anthomyiidae). Pars III. **Denksch. K. Akad. Wiss.**, Wien 6: 89–240.
- BREMER, K. 1994. Branch Support and Tree Stability. **Cladistics** 10: 295–304.
- BROOKS, D. R. 1981. Hennig's Parsimony Method: A Proposed Solution. **Systematic Zoology** 30: 229–249.
- \_\_\_\_\_; VAN VELLER, M. G. P. & McLENNAN, D. A. 2001. How To Do BPA, Really. **Journal of Biogeography** 28: 345–358.
- BROWN, B. V. et al. (Eds). *Manual of Central American Diptera*. Ottawa: National Research Council of Canada Monograph Publishing Program, 2009. v. 1. 714 p.
- BUENAVENTURA, E. & PAPE, T. 2013. Revision of the New World Genus *Peckia* Robineau-Desvoidy (Diptera, Sarcophagidae). **Zootaxa** 3622: 1–87.
- COSTA, L. P. 2003. The Historical Bridge Between the Amazon and the Atlantic Forest of Brazil: A Study of Molecular Phylogeography with Small Mammals. **Journal of Biogeography** 30: 71–86.
- CRISCI, J. V.; KATINAS, L. & POSADAS, P. 2003. *Historical Biogeography*. Cambridge. Harvard University Press. 250p.
- CROSSKEY, R.W. 1965. A Systematic Revision of the Ameniinae (Diptera, Calliphoridae). **Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Entom.** 16 (2): 35–140.
- DIRECTORY OF CITIES AND TOWNS IN THE WORLD. Disponível em: <http://www.fallingrain.com/world/>.
- EBENHARD, W. G. Rapid Divergent Evolution in Genitalia. In: J. LEONARD & A. CORDOBA (Eds.), *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals*. Oxford University Press, Oxford, 40–78.
- FARRIS, J. S. 1969. A Successive Approximations Approach to Character Weighting. **Systematic Zoology** 18: 374–385.
- \_\_\_\_\_. 1989. The Retention Index and the Rescaled Consistency Index. **Cladistics** 5: 417–419.

- FERREIRA, M. J. de M. 1978. Sinantropia de Dípteros Muscóideos de Curitiba, Paraná. I. Calliphoridae. **Revista Brasileira de Biologia** 38: 445–454.
- FOREY, P. L & KITCHING, I. J. 2000. Experiments in Coding Multistate Characters. In: SCOTLAND, R. & PENNINGTON, R. T. (Eds.). *Homology and Systematics: Coding characters for phylogenetic analysis*. Taylor & Francis, London. 54–80 pp.
- GADELHA, B. DE Q.; FERRAZ, A. C. P. & COELHO, V. M. A. 2009. A Importância dos Mesembrinélneos (Diptera: Calliphoridae) e seu Potencial como Indicadores de Preservação Ambiental. **Oecologia Brasiliensis** 13: 661–665.
- GOLOBOFF, P. 1993. Estimating Character Weights During Tree Search. **Cladistics** 9: 83–91.
- \_\_\_\_\_; CARPENTER, J. M.; ARIAS, J. S. & ESQUIVEL, D. R. M. Weighting Against Homoplasy Improves Phylogenetic Analysis of Morphological Data Sets. **Cladistics** 24: 758–773.
- \_\_\_\_\_; FARRIS, J. & NIXON, K.C. 2003. *T.N.T.: Tree Analysis Using New Technology*. Programa e documentação, disponível em: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt>.
- GETTY THESAURUS OF GEOGRAPHICAL NAMES. Disponível em: [http://www.getty.edu/research/conducting\\_research/vocabularies/tgn/](http://www.getty.edu/research/conducting_research/vocabularies/tgn/).
- GIGLIO-TOS, D. E. 1893. Diagnosi di Nuovi Generi e di Nuove Specie di Ditteri. **Boll. Mus. Zool. Anat. Comp.** 8: 1–11.
- GRIFFITHS, G. C. D. 1972. *The Phylogenetic Classification of Diptera Cyclorrhapha, with Special Reference to the Structure of the Male Postabdomen*. The Hague: W. Junk Publishers 340 p. (Series entomologica, 8).
- GUIMARÃES, J. H. 1977. A Systematic Revision of The Mesembrinellidae *stat. nov.* (Diptera, Cyclorrhapha). **Arquivos de Zoologia** 29: 1–109.
- GUIMARÃES, J. H. PAPAVERO, N & do PRADO, A. P. 1983. As Mííases da Região Neotropical (Identificação, Biologia, Bibliografia). **Revista Brasileira de Zoologia** 1: 239–416.

- HALL, D. G. 1948. *The Blowflies of North America*. Washington, DC. Thomas Say Foundation. Entomological Society of America. v.4. 477 p.
- HAWKINS, J. A.; HUGHES, C. E. & SCOTLAND, R. W. 1997. Primary Homology Assessment, Characters and Character States. **Cladistics** 13: 275–283.
- HENNIG, W. 1973. Diptera (Zweiflüger). **Handbuch der Zoologie** 4: 1–337.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/>.
- JAMES, M. T. 1970. Family Calliphoridae. In Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, *A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States* 102. São Paulo, Brasil. p. 1–28.
- KITCHING, I. J.; FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J. & WILLIAMS, D. M. 1998. *Cladistics: the Theory and Practice of Parsimony Analysis*. 2nd ed. Oxford University Press, Oxford. 228 pp.
- KLUGE, A. G., FARRIS, J.S., 1969. Quantitative Phyletics and the Evolution of Anurans. **Systematic Zoology** 18: 1-32.
- KUTTY, S. N.; PAPE, T. WIEGMAN, B. M. & MEIER, R. 2010. Molecular Phylogeny of the Calyptratae (Diptera: Cyclorrhapha) with an Emphasis on the Superfamily Oestroidea and the Position of the Mystacinobiidae and Mcalpine's Fly. **Systematic Entomology** 35: 614–635.
- \_\_\_\_\_ PONT, A. WIEGMAN, B. M. & MEIER, R. 2008. The Muscoidea (Diptera: Calyptratae) are Paraphyletic: Evidence from Four Mitochondrial Genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 49: 639-652.
- LÖWENBERG-NETO. 2014. Neotropical Region: A Shapefile of Morrone's (2014) Biogeographical Regionalisation. **Zootaxa** 3802: 300.
- MADISON, W. P. & MADISON, D. R. 2011. Mesquite: A Modular System for Evolutionary Analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>.
- MARILUIS, J. C. 1987. Una Nueva Especie de Mesembrinellinae. **Eos** 63: 107-113.

- MARINHO, M. A. T.; Junqueira, A. C. M.; Paulo, D. F.; Esposito, M. C.; Villet, M. H. & Azeredo-Spin, A. M. L. 2012. Molecular Phylogenetics of Oestroidea (Diptera: Calyptratae) with Emphasis on Calliphoridae: Insights Into the Inter-Familial Relationships and Additional Evidence for Paraphyly Among Blowflies. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 65: 840–854.
- MCALPINE, J. F. 1981. Morphology and Terminology – Adults. In: MCALPINE, J.F.; PETERSON, B.V.; SHEWELL, G.H.; TGESKEY, H.J.; VOCHEROTH, J.R.; WOOD, D.M. (Eds.). *Manual of Nearctic Diptera*. Ottawa, Canadá: Editora Agriculture Canada. v 1. p. 9–64.
- MELLO, R. P. 1967. Contribuição aos Mesembrinelinae Sul-Americanos (Diptera, Calliphoridae). **Studia Entomologica** 10: 1–80.
- \_\_\_\_\_.2003. Chave para a identificação das formas adultas das espécies da família Calliphoridae (Diptera, Brachycera, Cyclorrhapha) encontradas no Brasil. **Entomologia y Vectores** 10: 255–269.
- MORRONE, J. J. 2006. Biogeographic Areas and Transition Zones of Latin America and the Caribbean Islands Based on Panbiogeographic and Cladistic Analyses of The Entomofauna. **Annual Review of Entomology** 51: 467–494.
- \_\_\_\_\_, J. J. 2014. Biogeographic Regionalization of the Neotropical Region. **Zootaxa** 3782: 001–100.
- NASCIMENTO, E. M. F.; OLIVEIRA, J. B.; PAES, M. J.; LOBO, A. P.; SILVA, A. L. A.; JÚNIOR, E. R. S.; LEAL, J. L. F. & MOYA-BORJA, G. E. 2005. Miíases Humanas por *Cochliomyia Hominivorax* (Coquerel, 1858) (Diptera, Calliphoridae) em Hospitais Públicos na Cidade do Recife, Pernambuco, Brasil. **Entomología y Vectores** 12: 37–51.
- NIHEI, S. S. 2011. Biogeografia cladística. In: de CARVALHO, C. J. B. & ALMEIDA, E. A. B. (Eds.). *Biogeografia da América do Sul: Padrões e Processos*. São Paulo, Brasil. Editora Roca. p. 99-122.
- NIHEI, S. S. & de CARVALHO, C. J. B. 2007. Systematics and Biogeography of *Polietina* Schnabl & Dziedzicki (Diptera, Muscidae): Neotropical Area

- Relationships and Amazonia as a Composite Area. **Systematic Entomology** 32: 477-501.
- NIXON, K & CARPENTER, J. M. 1993. On Outgroups. **Cladistics** 9: 413–426.
- PAPE, T. 1992. Phylogeny of the Tachinidae Family-Group (Diptera: Calyptratae). **Tijdschrift Voor Entomologie** 135:43-86.
- PAPE, T. & THOMPSON, F. C. (Eds.). 2010. Systema Dipteroorum v. 1.0. Disponível em: <http://www.diptera.org>.
- PERIS, S. V. & MARILUIS, J. C. 1984. Notas Sobre Mesembrinellidae. **EOS– Revista Brasileira de Entomología** 60: 251–265.
- PLEIJEL, F. 1995. On Character Coding for Phylogeny Reconstruction. **Cladistics** 11: 309–315.
- POHJOISMÄKI, J. L. O.; KARHUNEN, P. J.; GOEBELER, S.; SAUKKO, P. & SÄÄKSJÄRVI, I. E. 2010. Indoors Forensic Entomology: Colonization of Human Remains in Closed Environments by Specific Species of Sarcosaprophagous flies. **Forensic Science International** 199: 38–42.
- QUIJADA-MASCAREÑAS, A.; FERGUSON, J. E.; POOK, C. E.; SALOMÃO, M. D. G.; THORPE, R. S. & WUSTER, W. 2007. Phylogeographic Patterns of Trans-Amazonian Vicariants and Amazonian Biogeography: The Neotropical Rattlesnake (*Crotalus Durissus* Complex) as an Example. **Journal of Biogeography** 34: 1296–1312.
- ROBACK, S. S. 1951. A Classification of the Muscoid Calyptratae Diptera. **Annals of the Entomological Society of America** 44: 327–361.
- ROBINEAU–DESVOIDY, A. J. B. 1830. Essair sur les Myodaires. **Mem. Prés. Div. Sav. Acad. Sei. Inst. Fr.** 2: 1–813.
- ROGNES, K. 1986. The Systematic Position of the Genus *Helicobosca* Bezzi with a Discussion of the Monophyly of the Calyptratae Families Calliphoridae, Rhinophoridae, Sarcophagidae and Tachinidae (Diptera). **Entomologica Scandinavica** 17: 75–92.

- \_\_\_\_\_. 1991. Blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Fennoscandia and Denmark. **Fauna Entomologica Scandinavica** 24: 271 p.
- \_\_\_\_\_. 1997. The Calliphoridae (Blowflies) (Diptera: Oestroidea) are Not a Monophyletic Group. **Cladistics** 13: 27–66.
- \_\_\_\_\_. 2011. A Review of the Monophyly and Composition of Bengaliinae with the Description of New Genus and Species, and New Evidence for the Presence of Melanomyinae in The Afrotropical Region (Diptera, Calliphoridae). **Zootaxa** 2964: 1–60.
- \_\_\_\_\_. 2012. Revision of the Afrotropical Species of the *Bengalia peuhi* Species-Group, Including a Species Reassigned to the *B. spinifemorata* Species-Group (Diptera, Calliphoridae), with Notes on the Identity of *Ochromyia Petersiana* Loew, 1852 (Diptera, Rhiniidae). **Zootaxa** 3553: 1–79.
- RONQUIST, F. 1996. DIVA 1.1. Computer Program and Manual Available by Anonymous FTP from Uppsala University. Disponível em <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>.
- \_\_\_\_\_. 1997. Dispersal-Vicariance Analysis: A New Approach to the Quantification of Historical Biogeography. **Systematic Biology** 46: 195-203.
- \_\_\_\_\_ & SANMARTÍN, I. 2011. Phylogenetic Methods in Biogeography. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.** 42:441–64.
- SANMARTÍN, I. & RONQUIST, F. Southern Hemisphere Biogeography Inferred by Event-Based Models: Plant Versus Animal Patterns. **Systematic Biology** 53: 216–243.
- SERENO, P. C. 2007. Logical Basis for Morphological Characters in Phylogenetics. **Cladistics** 23: 1–23.
- SÈGUY, E. 1925. Espèces Nouvelles du Genre *Mesembrinella* G-T. **Encycl. Entomol. Diptera, Ser B2** 2: 195–196.
- SHANNON, R. C. 1923. Genera of Nearctic Calliphoridae (blowflies) with Revision of the Calliphorini (Diptera). **Insector Inscitiae Menstruus** 11: 101–118.

- SHEWELL, G. B. 1987. Calliphoridae. In: MCALPINE, J.F. (Ed); PETERSON, B.V.; SHEWELL, G.H.; TGESKEY, H.J.; VOCHEROTH, J.R.; WOOD, D.M. (Eds.). *Manual of Nearctic Diptera*. Ottawa, Canadá: Editora Agriculture Canada. v 2. p. 1133–1145.
- SINGH, B. & WELLS, J. D. 2013. Molecular Systematics of the Calliphoridae (Diptera: Oestroidea): Evidence from One Mitochondrial and Three Nuclear Genes. **Journal of Medical Entomology** 50: 15–23.
- SHUEY, J. A. 1997. An Optimizing Portable Bait Trap for Quantitative Sampling of Butterflies. **Tropical Lepidoptera** 8: 1–4.
- STEVENS, W; OTRANTO, W. & PAPE, T. 2006. The Evolution of Myiasis in Humans and Other Animals in the Old and New Worlds (Part II): Biological and Life–History Studies. **Trends in Parasitology** 22: 181–188.
- SURCOUF, J. M. R. 1919. Revision des Muscidae Testaceae. **Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.**, Paris 5: 27–124.
- TOMA, R. & CARVALHO, C. J. B. de. 1995. Estudo Filogenético de Mesembrinellinae com Ênfase no Gênero *Eumesebrinella* Townsend (Diptera, Calliphoridae). **Revista Brasileira de Zoologia** 12: 127–144.
- TOWNSEND, C. H. T. 1918, New Muscoid Genera, Species and Synonymy. **Insecutor Inscitiae Menstruus** 6:151–156.
- \_\_\_\_\_. 1931. Notes on American Oestromuscoid Types. **Rev. Ent.** I: 65-104, 157-183.
- \_\_\_\_\_. 1935. *Manual of Myiology*. 2. São Paulo, Brasil. p. 143–146.
- TSCHORSNIG, V. H-P. 1985. Taxonomie Forstlich Wichtiger Parasiten: Untersuchungen zur Struktur des Männlichen Postabdomens der Raupenfliegen (Diptera, Tachinidae). **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde** 383: 1–137.
- WILEY, E. O. 1988. Parsimony Analysis and Vicariance Biogeography. **Systematic Zoology** 37: 271–290.

- \_\_\_\_\_ & LIEBERMAN, B. S. 2011. *Phylogenetics, Theory and Practice of Phylogenetics Systematics*. Hoboken, New Jersey. Wiley-Blackwell. 414 p.
- WIEGMANN, B. M. *et al.* 2011. Episodic Radiations in the fly Tree of Life. **PNAS** 108: 5690–5695.
- WIENS, J. J. 1998. Polymorphism in Systematics and Comparative Biology. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 30: 327–62.
- WINSTON, J. E. 1999. *Describing Species: Practical Taxonomic Procedure for Biologists*. New York. Columbia University Press. 528 p.
- WERNECK, F. P. 2011. The Diversification of Eastern South American Open Vegetation Biomes: Historical Biogeography and Perspectives. **Quaternary Science Reviews** 30: 1630–1648.
- \_\_\_\_\_; NOGUEIRA, C.; COLLI, G. R.; SITES JR, J. W. & COSTA, G. S. 2012. Climatic Stability in the Brazilian Cerrado: Implications for Biogeographical Connections of South American Savannas, Species Richness and Conservation in a Biodiversity Hotspot. **Journal of Biogeography**.
- WHITWORTH, T. 2010. Keys to the Genera and Species of Blowflies (Diptera: Calliphoridae) of the West Indies and Description of a New Species of *Lucilia* Robineau-Desvoidy. **Zootaxa** 2663: 1–35.
- WOLFF, M. 2013. A New Species of *Mesembrinella* (Diptera: Calliphoridae: Mesembrinellinae) from Colombia. **Revista Colombiana de Entomología** 39: 120–124.
- WOLFF, M. RAMOS-PASTRANA, Y. & PUJOL-LUZ, J. R. 2013a. Description of the Male of *Laneella perisi* (Mariluis) (Diptera: Calliphoridae) n. comb. **Neotropical Entomology** 42: 58–62.
- WOLFF, M. RAMOS-PASTRANA, Y. & PUJOL-LUZ, J. R. 2013b. A New Species of *Giovanella* Bonatto (Diptera, Calliphoridae, Mesembrinellinae) from Colombia. **Revista Brasileira de Entomologia** 57: 129–132.



- VANZOLINI, P. E. 1974. Ecological and Geographical Distribution of Lizards in Pernambuco, Northeastern Brazil (Sauria). **Pap Avulsos Zool** 28: 61–90.
- VARGAS & WOOD. Calliphoridae (Blowflies). In: BROWN, B. V.; BORKENT, C.; CUMMING, J. M. WOOD, D. M. WOODLEY, N. E. & ZUMBADO, M. A. 2009. *Manual of Central American Diptera*. National Research Council of Canada. 1297-1304.
- VILLENEUVE, J. 1920. A propos de revision des Muscidae Testaceae de J. Surcouf. **Bull. Soc. Ent.**, France 14: 223-226.
- YEATES, D. K.; WIEGMANN, B. M. 1999. Congruence and Controversy: Toward a Higher-Level Phylogeny of Diptera. **Annual Review of Entomology**: 397-428.
- 
- 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.