

UNIVERSIDAD DE PANAMA  
VICERRECTORIA DE INVESTIGACION Y POSTGRADO  
PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRIA EN ENTOMOLOGIA

ANALISIS FILOGENETICO PRELIMINAR DE LA FAMILIA RICHARDIIDAE (DIPTERA:  
TEPRHITOIDEA)

SERGIO E. BERMUDEZ C.

TESIS PRESENTADA COMO UNO DE LOS REQUISITOS PARA OPTAR AL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS CON ESPECIALIZACION EN ENTOMOLOGIA AGRICOLA

PANAMA, PANAMA

2007

UNIVERSIDAD DE PANAMA  
VICERRECTORIA DE INVESTIGACION Y POSTGRADO  
PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRIA EN ENTOMOLOGIA

ANALISIS FILOGENETICO PRELIMINAR DE LA FAMILIA RICHARDIIDAE (DIPTERA:  
TEPRHITOIDEA)

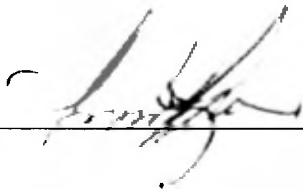
SERGIO E. BERMUDEZ C.

Permiso para su publicación y reproducción total o parcial debe ser obtenido en la  
Vicerrectoría de Investigación y Postgrado.

APROBADO:



\_\_\_\_\_  
ASESOR



\_\_\_\_\_  
JURADO



\_\_\_\_\_  
JURADO

#### Agradecimientos:

Deseo expresar mi agradecimiento a Dios Padre y Señor Nuestro, por permitirme realizar este trabajo, además de abrir las puertas para encontrar personas claves que colaboraran en este trabajo.

Del mismo modo agradezco a mis familiares y amigos, en especial a mis padres y a Grace por su apoyo, paciencia y motivación, para la culminación de este grado académico.

Igualmente agradezco al profesor Cheslavo Korytkowski por su valiosa contribución en este trabajo (y en muchos aspectos de mi formación profesional); a los profesores Roberto Cambra y Enrique Medianero, quienes al igual que el profesor Korytkowski, han sido las piedras angulares de mi carrera y por ser revisores de este trabajo.

También agradezco a la Dra. Annette Aiello del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales y al profesor Diomedes Quintero del Museo de Invertebrados de la Universidad de Panamá, por el préstamo de especímenes, motivación y consejos; al Dr. Manuel Zumbado, del Instituto Nacional de la Biodiversidad (Costa Rica), por permitirme estudiar los ejemplares de dicha colección; a los Drs. Allen Norrbom y Christian Thompson del National Museum of Natural History (Washington, Estados Unidos), por el préstamo de especímenes y literatura; al Dr. Geoff Hancock, del Hunterian Museum (Escocia, Reino Unido) por su gentileza en suministrar material bibliográfico y consejos.

Finalmente agradezco al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, por otorgarme la Beca “Dr. Abdiel Adames”, para la realización de este trabajo.

**Dedicatoria:**

Este trabajo es dedicado a todos aquellos que aparecen en los agradecimientos y a mis sobrinos Jesús y Samuel.

## INDICE GENERAL

Resumen.....	1
Abstract.....	1
Introducción.....	2
Revisión de la literatura.....	4
Materiales y métodos.....	6
Resultados y discusión .....	13
Conclusiones .....	28
Recomendaciones .....	29
Bibliografía.....	30
Anexos.....	32

## INDICE DE TABLAS

Tabla 1.....	6
Tabla 2.....	12

## INDICE DE FIGURAS

Figuras 1-6.....	33
Figuras 7-11.....	34
Figuras 12-16.....	35
Figuras 17-22.....	36
Figuras 23-26.....	37
Figuras 27-31.....	38
Figuras 32-33.....	39
Figuras 34-38.....	40
Figuras 39-42.....	41
Figuras 43-47.....	42

## RESUMEN

Se analizó la filogenia de 23 géneros de Richardiidae, utilizando caracteres morfológicos. La subfamilia Epiplatinae mostró una mayor retención de estados plesiomórficos y mayor consistencia en los estados de los caracteres. Esta subfamilia se caracterizó principalmente por poseer una frente pilosa; presencia de un 3r. segmento antenal oblongo; una corta distancia entre el ocellus anterior y los posteriores; setas acrosticales y dorsocentrales presuturales presentes; vena Sc con setas; patas sin espinas; tergitos abdominales I y II separados, además de otros caracteres. Por su parte los Richardiinae mostraron una mayor heterogeneidad en los géneros que la conforman, lo cual permitió la segregación en tres nuevas tribus Odontomerini, Richardiini, y Setellini.

## ABSTRACT

**In basis to morphological characters 23 Richardiidae genera were revised. The subfamily Epiplatinae has more retention of plesiomorphic characters and more consistency in character state. This subfamily is mainly characterized by its pilose front, 3th. oblong antennal segment, short distance between the anterior ocellus to posterior ones, acrostical and dorsocentral setae present, vein Sc with setae, legs without spines, abdominal tergites I and II separated between them. The genera of Richardiinae were more heterogeneous, this condition permits the desegregation in three new tribes: Odontomerini, Richardiini and Setellini.**

## INTRODUCCION

La familia Richardiidae pertenece a la superfamilia Tephritoidea y comprende alrededor de 32 géneros, divididos en 2 subfamilias y con alrededor de 175 especies endémicas de América (Perez-Gelabert y Thompson, 2006). La mayor diversidad de especies se ha reportado en el Neotrópico, especialmente en ciertas regiones de Suramérica, donde mantienen una limitada distribución (Steyskal, 1987).

Las especies de esta familia poseen una morfología muy variada, ya que algunos géneros presentan el cuerpo alargado y delgado, mientras que en otros es bastante robusto. Del mismo modo, el tamaño varía considerablemente entre las especies, entre 15 mm como máximo y 5 mm como mínimo. Aún cuando la mayoría de las especies poseen una cabeza ovoide, algunas presentan cónica (*Coniceps*, *Ocaenicia*, *Ozeanina*, *Macrostenomyia*) o proyectada lateralmente (machos de algunas especies de *Richardia*), hecho que sobresale como unas de las principales características de estos géneros. Otra rasgo característico en la mayoría de las especies es que los fémures presentan espinas de distinto grosor.

Superficialmente algunas especies de esta familia pueden ser confundidas con Ulidiidae o Tephritidae, por presentar alas manchadas y hábitos similares (en características de vuelo y “forrajeo” sobre frutos). No obstante, es posible distinguirla de otros Tephritoidea, ya que poseen solo un par de setas orbitales, celda Cup no proyectada, fémures (al menos el posterior) con fuertes espinas, setas erectas en el segundo tergito abdominal (Borror *et al.* 1981; Steyskal, 1987; Sivinski, 2000).

Los hábitos de esta familia son poco conocidos, sin embargo, se considera que son carpófagos secundarios y se conoce de algunas asociaciones con sus plantas hospederas: la relación de *Omomyia* con plantas del género *Yucca* (McAlpine, 1976), *Beebeomyia* con plantas de las familias Araceae, Marantaceae, Musaceae (Steyskal, 1987) y *Melanoloma viatrix* como un problema económico en cultivos de piñas de Suramérica (Peñaranda y Ospina, 1995; Boscán *et al.* 2000).

El objetivo de este trabajo es investigar la relación filogenética de los géneros de Richardiidae, en base de un análisis cladístico, utilizando estructuras morfológicas estudiadas en otros Tephritoidea, además de incluir otras poco analizadas en este grupo (p.e. genitalia de machos y hembras).



## REVISION DE LITERATURA

La escasa información sobre la taxonomía de Richardiidae se encuentra dispersa en la literatura. Los primeros esfuerzos por definir las taxa y organizarlos en niveles supragenéricos fueron realizados por Hendel (1911a y b), cuando las especies fueron asignadas a nivel de subfamilia e incorporadas a la familia Muscaridae. Posteriormente, siguieron algunos trabajos taxonómicos de Enderlein (1912), quien describió algunas especies del material depositado en el museo de la ciudad alemana de Sttetin.

Hendel (1932) consolidó un listado de material colectado en distintos países de América, elevando al "grupo" a nivel de familia, propuesta seguida por Hennig (1937, 1938) quien la incluye en Ortalidae *sensu lato*. Este último autor señala las dificultades para encontrar caracteres consistentes para definir taxonómicamente al grupo.

Curran (1934a), sugiere que la propuesta de Hendel para separar las subfamilias de Ortalidae por caracteres como la presencia-ausencia de setas en R1, no eran lo suficientemente contundentes. Posteriormente, Curran (1934b), incluye a los géneros de Richardiidae dentro de Otitidae, basándose principalmente en caracteres morfológicos como alas coloreadas, setas dorsocentrales ausentes, obviando la propuesta de segregar al "grupo" a nivel de familia, por considerar que los caracteres utilizados para tal fin no permitían esta disgregación. Este criterio fue seguido por Aczél (1950), al confeccionar el primer catálogo del grupo.

Steyskal (1958, 1968), propone la separación de Richardiidae de otros Tephritoidea en base a caracteres de la genitalia del macho, los que son utilizados por primera vez, e indica que el grupo presenta conformación similar del hypandrium, y caracteres de la venación alar en varios géneros de Richardiinae, que los segrega de otros "Otitiformes".

Posteriormente, McAlpine (1976) reubica al género *Omomyia* dentro de Richardiidae, sugiriendo que éste pertenece al grupo conformado por *Automola* y *Epiplatea*. La ubicación de este género dentro de Richardiidae (proveniente de Thyreophoridae), se

debió que compartía un mayor conjunto de caracteres con Richardiidae, que con otra familia (p.e. Piophilidae) (McAlpine, 1977). Esta opinión es compartida por Steyskal (1987), quien propone que la subfamilia Epiplatinae (*Epiplatea*, *Automola*, *Omomyia*) es un grupo hermano plesiomórfico del resto de los Richardiidae.

McAlpine (1989), considera que los Richardiidae pertenecen al subgrupo Piophiloides, a causa de la retención de caracteres plesiomórficos como el proepisternum y el metaepisternum piloso, siete pares de espiráculos abdominales y 8vo. tergito abdominal de los machos vestigial.

En años recientes, Korneyev (2000), presenta un análisis filogenético que divide Tephritoidea en dos subgrupos: el primero claramente monofilético que llama Tephritoidea superiores (representado por las familias Tephritidae, Ulidiidae, Platystomatidae y Pyrgotidae) y un segundo parafilético denominado Tephritoidea inferiores (Lonchaeidae, Piophilidae y Pallopteridae), considerando que las relaciones entre estas familias no son muy claras, incluyendo en este grupo a los Richardiidae.

Sivinski (2000), considera que Richardiidae, Pallopteridae y Piophilidae representan un subgrupo monofilético dentro de Tephritoidea, según aspectos del comportamiento reproductivo; además considera a Richardiidae como la familia más estructurada del subgrupo por varios caracteres morfológicos.

## MATERIALES Y METODOS

### Material examinado:

El material revisado fue prestado por las colecciones de: PANAMA: Colección Entomológica del Programa Centroamericano de Maestría en Entomología (PMENT), Museo de Invertebrados G.B. Fairchild (MIUP); Colección Seca del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI); COSTA RICA: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio). ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA: National Museum of Natural History (NMNH). Las especies utilizadas y su colección de origen se detallan en el cuadro 1.

CUADRO 1: Listado de especies analizadas en este trabajo.

TAXA	COLECCIONES
<i>Dasiops fidus</i>	PMENT
<i>Antineuromyia appendiculata</i>	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH
<i>Automola automaria</i>	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH, STRI
<i>Automola rufa</i>	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH
<i>Batrachophthalmun</i> sp	NMNH
<i>Beebeomyia</i> sp	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH, STRI
<i>Coilometopia costalis</i>	INBIO
<i>C. longicornis</i>	INBIO
<i>C. trimaculata</i>	PMENT, INBIO, NMNH, STRI
<i>Coniceps nigra</i>	NMNH
<i>Epiplatea hondurana</i>	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH, STRI
<i>Euolena egraria</i>	NMNH
<i>Euolena</i> spp	NMNH
<i>Hemixantha granulata</i>	NMNH
<i>Hemixantha</i> sp1	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH, STRI
<i>Hemixantha</i> sp2	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH
<i>Hemixantha</i> sp3	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH
<i>Macrostenomyia guerinii</i>	INBIO, NMNH
<i>Melanoloma canopilosum</i>	NMNH
<i>M. viatrix</i>	PMENT, NMNH

<i>Neoidiotypa appendiculata</i>	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH, STRI
<i>Neoidiotypa</i> sp1	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH
<i>Neoidiotypa</i> sp2	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH
<i>Oceanicia</i> sp	PMENT
<i>Odontomera ferruginea</i>	NMNH, STRI
<i>O. nitens</i>	PMENT, INBIO, NMNH
<i>Omomyia hirsuta</i>	NMNH
<i>Ozaenina nasuta</i>	NMNH
<i>Poecilomyia longicornis</i>	PMENT, INBIO, NMNH
<i>Richardia annulata</i>	PMENT, NMNH, STRI
<i>R. infestans</i>	PMENT, INBIO, NMNH
<i>R. telescopica</i>	PMENT, MIUP, INBIO, STRI
<i>Richardioides</i> sp	NMNH
<i>Schnusimyia</i> sp1	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH
<i>Schnusimyia</i> sp2	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH
<i>Sepsisoma erythrocephalum</i>	NMNH
<i>S. flavescens</i>	NMNH
<i>Setellia apex</i>	MIUP, INBIO
<i>S. costalis</i>	PMENT, INBIO,
<i>S. femoralis</i>	PMENT, MIUP, INBIO
<i>S. micans</i>	INBIO
<i>S. nigra</i>	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH
<i>S. nitidipennis</i>	NMNH
<i>Setellida caeruleascens</i>	PMENT, MIUP, INBIO, NMNH

No se incluyeron en este trabajo a los siguientes 8 géneros de Richardiidae: *Acompha*, *Cladiscophlebs*, *Johnrichardia*, *Maerorichardia*, *Megalothoraca*, *Odontomerella*, *Oedematella* y *Spheneuolena*, por no disponerse de ellos en los museos y colecciones requeridas.

#### **Descripción de los caracteres utilizados:**

##### **Caracteres Generales:**

0. Color del cuerpo: 0= oscuro; 1= claro.

1. Brillo metálico: 0= ausente; 1 presente.

En base a lo establecido para diversos grupos de Diptera, el brillo metálico representa una condición adquirida a través de diversos procesos evolutivos en numerosos grupos.

### **Caracteres de la Cabeza:**

2. Forma de la cabeza (vista lateral): 0= verticalmente oval (fig. 1); 1 horizontalmente oval (fig. 2); 2= cónica (fig. 3).

La condición más frecuente en Diptera corresponde a un aspecto verticalmente oval, como se manifestó en *D. fidus*. La tendencia al desplazamiento de los ojos o expansión del margen oral deriva en variaciones del eje principal de los ojos y orientación de la cabeza, sin embargo, no es posible establecer con claridad cual es la secuencia evolutiva, por tanto la tendencia fue considerada no secuencial.

3. Orientación de los ojos (vista lateral): (vista lateral): 0= verticalmente oval (fig. 4); 1 horizontalmente oval (fig. 5); 2= diagonalmente oval (fig. 6).

Este caracter fue considerado al evaluar el eje horizontal y vertical de los ojos, comparándolos con el plano del cuerpo. Como la mayoría de los Muscomorpha presentan los ojos orientados verticalmente al plano del cuerpo, lo cual se evidenció en *D. fidus*, se escogió este estado como primitivo.

4. Angulo de la frente y la parafacia: 0= recto (fig. 7); 1= agudo (fig. 8).

Considerando el estado del grupo de comparación, se asumió que un ángulo agudo entre la frente y la parafacia es una característica adquirida.

5. Ubicación de las setas orbitales con respecto al largo de la frente: 0 en la mitad posterior (fig. 9); 1= en el tercio posterior (fig. 10); 2= en el cuarto posterior (fig. 11).

Se consideró el largo de la frente como la distancia comprendida entre la seta vertical interna y la lúnula. El estado primitivo fue considerado en base al grupo de comparación.

6. Distancia entre el ocelli anterior y los posteriores: 0 igual distancia al diámetro del ocelli central (fig. 12); 1= 2x más del diámetro del ocelli central (fig. 13); 2= más de 2x el diámetro del ocelli central (fig. 14).

El estado primitivo fue considerado al observar que la distancia entre el ocelli central y los posteriores era muy reducida en *D. fidus* y en los Epiplatinae, a diferencia del resto de los Richardiidae, que estaban más distanciados.

7. Primer segmento antenal: 0= decumbente (fig. 15); 1= prorecto (fig. 16).

Para el estado de este carácter se mantuvo el criterio de McAlpine (1989), quien menciona que la presencia de un primer segmento antenal decumbente es plesiomorfo para Acalyptrata.

8. Tamaño del tercer segmento antenal con respecto al primero: 0= dos veces más largo; 1= tres veces más largo; 2= cuatro veces más largo.

9. Arista antenal: 0= pilosa (fig. 17); 1= plumosa (fig. 18); 2= desnuda (fig. 19).

Según McAlpine (1989), la larga pilosidad de la arista antenal debe ser considerada un carácter apomórfico, criterio utilizado al polarizar este carácter. Se consideró como pilosa una arista que poseyera los pelos más largos que su segmento basal.

10. Tercer segmento antenal: 0= 1.5x más largo que ancho; 1= 2.5x más largo que ancho; 2= +3x más largo que ancho.

11. Forma del tercer segmento antenal: 0= oval (fig. 20); 1= oblongo (fig. 21); 2= ahusado (fig. 22).

El estado primitivo se estableció en base a lo observado en *D. fidus*.

12. Facia (en vista lateral): 0= recta; 1= cóncava.

13. Postoccipucio (en vista lateral): 0= recto; 1= cóncavo.

El patrón general de Muscomorpha presenta un postoccipucio recto, por lo que se considera que la concavidad es adquirida.

14. Expansión del postoccipucio: 0= ausente (fig. 23); 1= presente (fig. 24).

Al igual que el carácter anterior, el estado se definió en base a la mayor frecuencia de un postoccipucio no expandido.

### **Caracteres del Tórax:**

15. Mesonotum (vista dorsal): 0= tan largo como ancho (fig. 25); 1= más largo que ancho (fig. 26).

Los estados de este carácter fueron tomados al comparar la proporción entre el ancho máximo del mesonotum con la longitud (pronotum hasta el ápice del scutellum).

16. Puente postcoxal: 0= membranoso (fig. 27); 1= esclerotizado (fig. 28).

### **Caracteres de las Alas:**

17. Coloración de las alas: 0= hialinas; 1= enfoscadas

18. Banda costal: 0= ausente (fig. 29); 1= presente pero no llega al ápice (fig. 30); 2= presente y llega al ápice (fig. 31).

19. Mancha apical: 0= presente; 1= ausente.

Se determinó como mancha apical aquella que cubría la porción distal de la celda r4+5 y la celda M.

20. Bandas transversas: 0= presentes; 1 ausentes.

21. Microtricha celda r1: 0 completamente cubierta; 1 parcialmente cubierta; 2 desnuda.

22. Microtricha celda dm: 0 completamente cubierta; 1 parcialmente cubierta; 2 desnuda.

23. Microtricha celda Cup: 0= completamente cubierta; 1 parcialmente cubierta; 2 desnuda.

24. Ruptura humeral en la C: 0= ausente; 1 presente.

La ruptura de la C sobre la humeral es un rasgo exclusivo de Epiplatinae, ya que no se encontró en ningún Richardiinae. Este carácter es considerado una autopomorfía por Griffiths (1972) y McAlpine (1989).

25. Setas R1 (dorsal y ventral): 0= presentes; 1 ausente.

La presencia de setas en la R1, es considerada por McAlpine (1989) como plesiomórfico.

26. Setas Sc (dorsal): 0= ausente; 1 presente.

27. Setas M (dorsal y ventral): 0= ausentes; 1 presentes.

28. R2+3: 0= recta; 1 curvada.

29. Posición de r-m en la celda discal: 0= en la mitad anterior; 1 en la mitad posterior.

30. Distancia entre r-m y dm-cu: 0= mayor o igual a la longitud de dm-cu; 1 menor a la longitud de dm-cu.

31. Orientación de r-m y dm-cu: 0= divergentes; 1 paralelas.

32. Ubicación de r-m y dm-cu entre sí: 0= rectas; 1 oblicuas.

33. Longitud de la A1: 0= no alcanza el margen del ala (fig. 32); 1= alcanza el margen del ala (fig. 33).

#### **Caracteres de las Patas:**

34. Espinas en el fémur anterior: 0 ausentes (fig. 34); 1= delgadas (fig. 35); 2= gruesas (fig. 36).

Debido a que la ausencia de espinas en las patas es la característica más frecuente de Tephritoidea lo que se evidencia en el grupo de comparación, es posible que su presencia sea adquirida, al igual que su grosor. Esto conllevó a utilizar como estado primitivo la ausencia de espinas.

35. Ubicación de las espinas en el fémur anterior: 0= ausentes; 1 a lo largo del fémur; 2 solo apicales.
36. Espinas en el fémur medio: 0= ausentes; 1 delgadas; 2= gruesas.
37. Ubicación de las espinas en el fémur medio: 0 ausentes; 1 a lo largo del fémur; 2 solo apicales.
38. Espinas en el fémur posterior: 0= ausentes; 1 delgadas; 2= gruesas.
39. Ubicación de las espinas en el fémur posterior: 0 ausentes; 1 a lo largo del fémur; 2= solo apicales.

**Caracteres del abdomen y postabdomen:**

40. Forma del abdomen: 1: 0= no pedunculado (fig. 37); 1= pedunculado (fig. 38).  
La forma no pedunculada del abdomen (ovoide) es muy frecuente en la mayoría de Tephritoidea, por lo que el estado pedunculado debe considerarse como una forma reciente.
41. Tergitos abdominales 1 y 2: 0= separados (fig. 39); 1= parcialmente fusionados; 2= totalmente fusionados (fig. 40).  
Los estados de este carácter fueron evidenciados por la presencia de la sutura intersegmental. La diferenciación de los tergitos 1 y 2 fue considerado como una condición primitiva, en base a lo observado en *D. fidus*. Es posible que la fusión de estos segmentos haye derivado de forma secuencial, por lo que se consideró como un carácter secuencial.
42. Desarrollo de Sternum 1: 0= completamente desarrollado; 1 rudimentario; 2 vestigial.  
El completo desarrollo del sternum 1 se considera un rasgo primitivo, según lo observado en el grupo de comparación.
43. Forma del epandrium: 0= hemiesférico (fig. 41); 1= piriforme (fig. 42).
44. Largo de los lóbulos externos con respecto a los internos: 0 más cortos (fig. 43); 1 más largos (fig. 44).
45. Forma de los lóbulos externos: 0= rectos; 1= curvados.
46. Forma de los lóbulos internos: 0= rectos; 1= curvados.
47. Número de prensisetas: 0= dos; 1= una
48. Forma de las prensisetas: 0= simple; 1= bífida.
49. Distiphallus: 0= ausente; 1= presente
50. Setas del aculeus: 0= largas; 1= cortas.



51. Cerci: 0= no fusionados al aculeus; 1= fusionados parcialmente aculeus; 2= totalmente fusionados aculeus.

Según Griffiths (1972) y McAlpine (1989) la separación de los cerci del resto del abdomen es considerado un estado primitivo de la genitalia de las hembras de Muscomorpha. El estado se caracterizó en base a la presencia de una sutura que le separara del resto del aculeus.

52. Cerci: 0= 0= no fusionados (fig. 45); 1= fusionados parcialmente (fig. 46); 2= totalmente fusionados (fig. 47).

Al igual que en carácter anterior, el estado se caracterizó por la presencia de una sutura que separara a ambos cerci.

### **Análisis cladístico:**

El análisis cladístico se desarrolló siguiendo los caracteres morfológicos utilizados en Griffiths (1972), McAlpine (1976, 1977) y Korneyev (2000), además de aquellos observados y considerados importantes en los ejemplares. Estos caracteres incluyen aspectos por tagma, genitalia de las hembras y de los machos. Las genitalias corresponden a material prestado por las colecciones del NMNH, MIUP y PCME.

Inicialmente se escogieron 189 caracteres, no obstante solo se utilizaron 53, debido a que estos mostraban una mayor variabilidad en las especies revisadas, eliminándose los caracteres exclusivos de un solo género y aquellos que no presentaran ninguna variación. Como grupo de comparación se usó a *Dasiops fidus* (Lonchaeidae), debido a que se considera una de las especies más primitivas de la superfamilia (McAlpine, 1962). El criterio taxonómico utilizado fue el de Steskal (1968) y se siguió la nomenclatura de McAlpine (1989) para nombrar las estructuras morfológicas.

El análisis de los caracteres se realizó en base a la cantidad disponible de ejemplares por especie y si había machos y hembras, donde se enumeraban como “0” aquellos caracteres considerados primitivos (plesiomorfo) y “1” y “2” los más avanzados (apomorfo). La matriz se levantó en una hoja de trabajo de Excel, la cual posteriormente se transcribió a Winclada ver. 1.0.0. (Goboloff, Farris & Nixon, 1999-2002). Para lograr un árbol de mayor consenso, se utilizó la opción de Heurístico de NONA.

**RESULTADOS Y DISCUSION**

Los caracteres anteriormente descritos fueron analizados en 116 especímenes, correspondientes a 23 géneros y 43 especies de la familia Richardiidae, adicional a 1 espécimen de *D. fidus*, permitiendo la confección de la siguiente matriz de caracteres:

Tabla 2: Matriz de datos para los 53 caracteres utilizados en el análisis filogenético.

TAXA	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2																		
<i>Dasiops fidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0														
<i>Antineuromyia appendiculata</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	2	2	0	2	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	1											
<i>Automola automaria</i>	0	1	0	0	2	§	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	*	1	2	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0										
<i>Automola rufa</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0											
<i>Batrachophthalmun</i> sp	0	1	0	2	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	2	1	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0									
<i>Beebeomyia</i> sp	0	1	0	0	0	2	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	2	1	2	1	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1											
<i>Coilometopia costales</i>	1	1	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	0	0	0	0	0	1	0	1	2	2	2	2	2	1	2	2	1	2	0	0	0	1	1	2													
<i>Coniceps nigra</i>	0	1	2	1	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	2	1	0	0	2	0	0	1	0	1	1	0	1									
<i>Epiplatea hondurana</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0										
<i>Euolena egregia</i>	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	1	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	0	0	1					
<i>Hemixantha granulata</i>	1	1	0	2	0	0	2	0	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2	2	2	2	0	2	1	0	2	0	0	1	0	1	0	0	0	0									
<i>Hemixantha</i> sp1	0	1	0	2	0	0	2	0	0	0	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	1	2	2	1	2	2	1	0	2	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0	1	0								
<i>Hemixantha</i> sp2	1	1	0	2	0	0	2	1	2	2	2	1	0	0	0	0	1	2	1	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	2	2	2	2	1	0	2	1	0	2	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0								
<i>Macrostenomyia guerinii</i>	0	1	1	2	0	0	1	0	0	2	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2	2	1	2	1	0	1	0	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	2									
<i>Melanoloma canopilosum</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	1	0	1	0	0							
<i>Neoidiotypa appendiculata</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	2	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	2	2	2	1	2	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1								
<i>Oceanicia</i> sp	1	1	2	1	1	0	2	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2			
<i>Odontomera ferruginea</i>	1	1	0	2	0	0	2	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2	2	1	2	1	1	1	2	0	1	0	1	0	0	1	0	0	2										
<i>Omomyia hirsuta</i>	*	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
<i>Ozaenina nasuta</i>	1	1	2	0	1	2	2	0	0	0	2	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
<i>Poecilomyia longicornis</i>	1	1	0	0	0	2	1	2	0	2	2	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	1	2	1	1	2	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0						
<i>Richardia infestans</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	2	1	1	0	1	1	2	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	2	2	1	0	0	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0							
<i>R. telescopica</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	2	1	0	2	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0						
<i>Richardioides</i> sp	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	2	2	0	0	1	0	0	1	2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	2	1	2	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1							
<i>Schnusimyia</i> sp1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
<i>Sepsisoma erythrocephalum</i>	0	1	0	2	0	2	2	0	0	0	1	2	1	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Setellia femoralis</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	2	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Setellida caerulescens</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	2	1	2	1	2	1	2	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

\* y §: caracteres polimórfico

En el cladograma (fig. 48) se observa la segregación de los Epiplatinae (*Epiplatea*, *Automola*, *Omomyia* y *Schnusimyia*) con los Richardiinae. Los Epiplatinae comparten muchas plesiomorfías con el grupo de comparación, evidentes al ubicarse en el clado más próximo a *D. fidus*. Esta subfamilia está más definida que el resto de los

Richardiidae, lo cuales presentan una mayor variabilidad morfológica. De acuerdo con Steykal (1987) y McAlpine (1989), los Epiplatinae representan un grupo hermano del resto de los Richardiidae, posibilitando su redefinición al estatus de familia (Korneyev, 2000).

Las principales sinapomorfias que permitieron la separación de ambas subfamilias fueron la distancia entre el ocelli anterior y los posteriores, la forma y tamaño del tercer segmento antenal, y la ruptura costal sobre la humeral. Mientras que otros caracteres como la constitución del puente postcoxal (membranoso o esclerotizado); forma del abdomen (pedunculado o no); separación o fusión de los tergitos abdominales 1 y 2; desarrollo del sternum 1; presencia o ausencia de espinas en los fémures; el grado de desarrollo del distiphallus y el grado de separación en los cercus, se presentan como caracteres homoplásicos, debido a que son estables en Epiplatinae (un solo estado o condición), pero muy variable en Richardiinae (más de un estado o condición).

Los Richardiinae conforman tres grupos, siendo el primero (tribu Setellini) constituido por los géneros *Coniceps*, *Ozaenina*, *Oceanicia* y *Setellia*, en un clado bien definido, caracterizado principalmente por poseer una cabeza alargada (carácter sinapomórfico).

El segundo grupo agregaba a *Hemixantha*, *Melanoloma* y *Richardia* (tribu Richardini) y el tercero al resto de los Richardiinae (tribu Odontomerini). La separación de entre estos grupos se debió a condiciones menos obvias, siendo la mayoría homoplásicas. Entre éstos estaba la forma del abdomen y el grado de separación (o fusión) de los cerci, que fueron muy variables ambos. En lo que respecta al grado de separación de los cerci, el estado “totalmente fusionado” fue exclusivo de algunas hembras de Richardiinae, aún cuando se encontrara en hembras de diferentes tribus (p.e. *Macrostenomyia* y *Odontomera*).

Por su parte *Batrachophthalmun* aparece en una posición intermedia entre las tribus Setellini y Richardini, compartiendo con esta última tribu algunos caracteres homoplásicos de las alas como manchas apicales y transversas, microtricha en las celdas; abdomen no peciolado y presencia de espinas gruesas en los fémures.

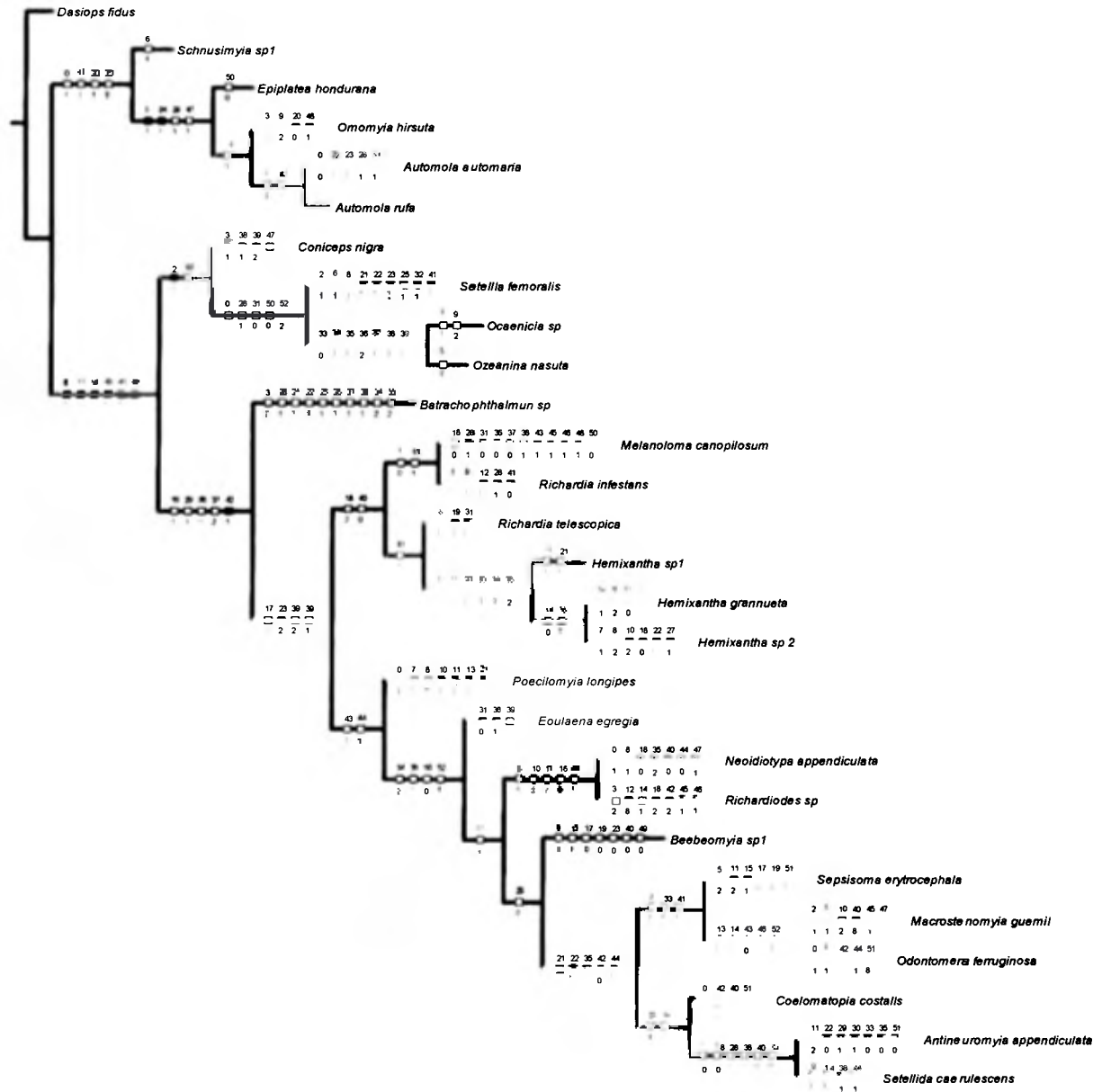


Fig. 48. Cladograma de los géneros analizados de Richardiidae. Consenso de 57 árboles derivados de análisis heurístico de los caracteres presentados en la tabla 2. Largo del árbol 292, índice de consistencia 28, índice de retención 55.

### Definición de las categorías taxonómicas de Richardiidae:

Los géneros de Richardiidae son morfológicamente muy heterogéneos, sin embargo pueden distinguirse de otros Tephritoidea por el siguiente conjunto de sinapomorfías: un par de setas orbiculares, celda Cup sin un ángulo agudo apical, segundo tergum abdominal con setas laterales erectas. La genitalia de los machos se caracteriza por

poseer una cámara andreal ovoide o piriforme; lóbulos del surstylus largos, con no más de dos pares de prensisetas; aedeagus largo y enrollable, muchas veces cubierto de pelos largos o pequeñas espinas; final del midiphallus y base del distiphallus simples o con estructuras digitiformes en algunos géneros; distiphallus ausente o presente. La genitalia de las hembras con aculeus flexible y con cerci parcial o totalmente separados entre sí (Epiplatinae y Richardini y algunas Odontomerini) o fusionados (algunas Odontomerini y Setellini).

Como la descripción de muchos de los géneros de Richardiidae se encuentra en Hendel (1911), en este trabajo solo se presentan aquellos caracteres que no fueron utilizados por este autor.

#### Subfamilia Epiplatinae

Diagnóstico: Tamaño de pequeño a grande, variando entre 4 mm (en algunos *Omomyia hirsuta*) y 8 mm (en *Automola automaria*). Coloración variada según el género y la especie. Los Epiplatinae pueden distinguirse de otros Richardiidae por el siguiente conjunto de sinapomorfias: distancia entre el ocelli central y los posteriores nunca mayor al diámetro de dos veces el ocelli central; frente cubierta de abundante microtricha. Pedicellum no mayor a la longitud del escapo; tercer segmento antenal tan ancho como largo y ovoide. Postoccipucio recto. Tórax tan largo como ancho; Puente postcoxal membranoso (éstos últimos no son considerados sinapomorfias). Chaetotaxia: Setas proesternal presente o ausente; kaepisternal, anapleural, acrosticales pre y postsuturales; interalares pre y postsuturales presentes. Alas generalmente lobuladas con manchas de diversos patrones, dependiendo del género y de la especie. Vena C rota sobre la h y la Sc. Vena Sc setulosa dorsalmente en *Automola* y ausente en los otros géneros. Fémures desprovistos de espinas ventrales. Abdomen oval; tergitos 1 y 2 separados. Genitalia de los machos, presentando una cámara andreal generalmente globosa; brazos del surstylus cortos y anchos; midiphallus pubescente; distiphallus ausente o presente, pero sin grandes modificaciones. Algunas especies de *Schmusimyia* con un distiphallus bien desarrollado, mientras que esa estructura es muy reducida en *Automola* y bífida en *Omomyia*. Genitalia de las hembras con los cerci separados del 8vo. segmento abdominal y entre ellos.

Género *Automola* Loew

Material revisado:

*A. automaria*: **Panamá**: PCME 4 ♀ y 7 ♂ Panamá, Prov. Altos de Pacora 680 m. Trampa de proteína hidrolizada. Agosto 2005. C. Koritkowski. MIUP 2 ♀ y ♂ Los Santos. Cerro Canajagua. Malaise. 15 feb 3 mar 2005. P. González. STRI: 1 ♂ y 1 ♀ Panamá: Zona del Canal. Barro Colorado Is. 27 oct. 1981. A. Aiello. INBio: 1 ♀ no. 3223300, 2 ♂ no. 375700, 22. **Costa Rica**: Estación Cacao, lado SO Volcán Cacao. P. N. Guanacaste, Prov. Guanacaste, Costa Rica. 800-1600 m. 12-17 julio 1993. MA Zumbado. NMNH. 1 ♂ **Ecuador**: Napo. Lomoncocha. 15 jn 1977. D. J. Spanger, D.R. Givens.

*A. rufa*: NMNH 1 ♀. **México**: Cuernavaca Mor. Jl. 1945. Krause.

Diagnóstico del género: Tamaño mediano a grande, variando entre 5 mm y 8 mm. Coloración general oscura. Se distingue de otros Epiplatinae por poseer el margen de los ojos provisto de micropubescencia; setas proepisternales ausentes; Sc no setulosa en la superficie dorsal. Genitalia de los machos: Epandrium globoso. Lóbulos externos e internos de los surtylus cortos y aplanados. Un par de prensisetas en la parte apical de los lóbulos internos. Distiphallus muy reducido. Genitalia de las hembras sin mayores modificaciones a las presentadas en la subfamilia.

Género *Epiplatea* Loew

Material revisado:

*E. hondurana*: MIUP: 1 ♀ **Panamá**: Colón. P. N. San Lorenzo. 14 oct. 2004. M. Rapp. INBio: **Costa Rica**. Prov. Limón. Valle la Estrella. Res. Bios. Hitoy Cerere. Sendero Bobócara 640m. 17 jn-17 jl 1999. Malaise. F. Umaña. NMNH: 1 ♀ y 1 ♂ **British Honduras**. On cocoa. R.J. Seoy.

Diagnóstico del género: Tamaño de pequeño a mediano, aproximadamente 5-6 mm. Coloración general oscura. Se distingue de otros Epiplatinae por poseer setas proepisternales; Sc no setulosa dorsalmente. Genitalia de los machos similar a *A. automaria*, pero con distiphallus más desarrollado. Genitalia de las hembras sin mayores modificaciones.

Género *Omomyia* Coquillett

Material revisado:

*O. hirsuta*: NMNH: 1 ♀ y 1 ♂ **Estados Unidos de América**: Cal. S. Bernardino Co. S. Bernardino Mts. Hidden Valley. 5.5.58.

Diagnóstico del género: Tamaño pequeño entre 4-5 mm. Coloración general variable, principalmente clara en hembras y oscura en machos de *O. hirsuta*. Se distingue de otros Epiplatinae por poseer el siguiente conjunto de sinapomorfías: cuerpo cubierto de largos pelos claros; ojos orientados horizontalmente en vista lateral; arista antenal desnuda; R1 con sétulas; alas hialinas con una tenue mancha apical. Genitalia de los machos: ápice del aedeagus bifurcado; prensisetas bífidas. Genitalia de las hembras sin mayores modificaciones.

Observación: La descripción completa del género se encuentra en McAlpine (1976).

Género *Schnusimyia* Hendel

Material revisado:

*Schnusimyia* sp 1 PMENT: 12 ♀ y 7 ♂ **Panamá**, Prov. Panamá. Cerro Azul. 2003. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. C. Korytkowski. PMENT: 24 ♀ y 25 ♂ Panamá, Prov. Panamá. Cerro Azul. 2001. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. C. Korytkowski. INBio: 1 ♂ 61802. **Costa Rica**: Alajuela. Upala. P.N. Volcán Tenorio. Albergue Heliconias. 700m. 16-22 oct. 2000. JD Gutiérrez.  
*Schnusimyia* sp2. NMNH: 1 ♂ **Venezuela**: Aragua 2 Km N Ocumare de la Costa 31 mar - 2 abr 1981. S. Monke. 1 ♂ **Panamá**. El Cermeño dic. 1939-ene 1940. Zetek.

Diagnóstico del género: Tamaño pequeño. Coloración general marrón oscuro. Se distingue de otros Epiplatinae por poseer alas redondeadas y cortas, casi tan largas como anchas; patrón de las manchas en las alas asiuroide en *Schnusimyia* sp 2. Genitalia de los machos con distiphallus presente y globoso. Genitalia de las hembras sin mayores modificaciones a la estructura básica de la subfamilia.

## Subfamilia Richardiinae

Diagnóstico: Tamaño de mediano a grande, variando entre 5 mm y 10 mm. Cuerpo delgado o robusto. Cabeza en forma variable. Se define por el siguiente conjunto de

sinapomorfias: Distancia entre el ocelli anterior y los posteriores mayor de 1 ó 2 veces el diámetro del ocelli anterior. Tercer segmento antenal ovoide o ahusado. Tórax por lo general sin setas pre suturales (a excepción de ia). Alas generalmente fuscas y con patrón de manchas muy variable, Sc no setulosa (a excepción de algunas especies de *Setellia* que sí presentan dichas setas). Fémures con espinas al menos en un par de patas (a excepción de algunas especies de *Setellia* que no presentan espinas en ningún fémur). Tergitos abdominales parcial o totalmente fusionados. Genitalia de los machos con la cámara andreal piriforme y distiphallus bien desarrollado. Genitalia de las hembras con cerci separados o fusionados.

#### Tribu Richardini

#### Género *Batrachophthalmun* Hendel

Material revisado:

*Batrachophthalmun* sp: NMNH: ♀ **Bolivia**: La Paz. Nor. Yunga, above Coroico, Cerro Uchumachi summit 1° forest, GPS 16° 12' 43'' S 67° 42'49'' W. 16 apr. 2001. A. Norrbom.

Diagnóstico del género: Cabeza con ojos grandes. Genitalia de las hembras sin mayores modificaciones.

#### Género *Hemixantha* Loew

Material revisado:

*H. grannulata*: NMNH: 1 ♂ 4621 **Panamá**: El Cermeño dic. 1939-ene 1940. Zetek. 1 ♀ **Ecuador**: Napo. Tena. 23 may 1977. DL Vicent.

*Hemixantha*. sp2: PCME: **Panamá**, Prov. Panamá. Cerro Azul. 1999. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. C. Korytkowski. MIUP: Panamá, Prov. Panamá. Cerro Azul-Cerro Jefe. 24 nov. 1985. Batista.

*Hemixantha* sp3: PCME: **Panamá**, Prov. Panamá. Cerro Azul. 1999. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. C. Korytkowski.

Diagnóstico del género: Tamaño entre 5 mm y 12 mm; coloración variable. Este género se distingue de otros Richardiidae por la siguiente combinación de caracteres: venas dm-cu y r-m a una distancia menor que la longitud de r-m, con la vena cubital



anal alcanzando el margen del ala. Genitalia de machos y hembras sin mayores modificaciones.

Género *Melanoloma* Loew

Material revisado:

*M. canopilosa*: NMNH: **Perú**: Cusco. 1967. Ext. Pineapple C. Vargas.

*M. viatrix*: NMNH: **México**. San Juan de Rio Seco. *Annas sativas* fruit. J. C. Murcia.

Diagnóstico del género: este género se distingue de otros Richardini por poseer una vena dm-cu ubicada en la mitad posterior de la celda discal. Genitalia de machos y hembras como en las figuras TAL, respectivamente.

Género *Richardia* Robineau-Desvoidy

Material revisado:

*R. annulata*: PMENT: **Panamá**, Prov. Panamá. Cerro Azul. 1999. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. 2000. C. Korytkowski. NMNH: Panamá: Canal Zone Chiva Chiva Rd. 8 air KM N Ft. Clayton. 1 ago 1978. N. Woodley.

*R. infestans*: PMENT: **Panamá**, Prov. Panamá. Cerro Azul. 1999. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. 2000. C. Korytkowski. NMNH: Panamá. Barro Colorado Is. Jun 1987.

*R. podagrica*: PMENT: **Panamá**, Prov. Panamá. Cerro Azul. 1999. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. 2000. C. Korytkowski.

*R. telescopica*: PMENT: **Panamá**, Prov. Panamá. Cerro Azul. 1999. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. 2000. C. Korytkowski. MIUP: Panamá: Darién. PN Darién. Est. Rancho Frío. Malaise. Julio-agosto 2004. R. Cambra, R. Miranda. STRI: Panamá: Zona del Canal. Barro Colorado Is. 28 sept. 1981. A. Aiello.

Diagnóstico del género: Se distinguen de otros Richardiidae por presentar fémures posteriores muy engrosados. Dimorfismo sexual en algunas especies, donde los machos presentan una frente muy expandida lateralmente. *R. infestans* con genas altamente modificadas. Genitalia de machos y hembras sin mayores modificaciones.

Tribu Odontomerini

Género *Antineuromyia* Hendel

Material revisado:

*A. appendiculata*: PMENT: **Panamá**: Prov. Panamá. Cerro Azul. 1997. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. C. Korytkowski. MIUP: Panamá: Tranquilla Norte, Antón, Coclé. 30 sept. 1990. D. Quintero, R. Cambra, R. Contreras. NMNH: **Colombia**: Queb. Honda, 1450m. 12 Km SW Fredonia. 22 febr. 1983. O.S.Flint.

Diagnóstico del género: Tamaño aproximado de 8 mm. Coloración general oscura. Cabeza y tórax sin mayores modificaciones. Puente postcoxal membranoso. Alas con vena cubital anal sin alcanzar el margen del ala. Vena R2+3 muy sinuosa. Distancia entre las venas transversas menor a la longitud de r-m. Fémures anteriores sin espinas y presentes en el medio y posterior. Abdomen no pedunculado y sintergito 1+2 bien definido; Sternum 1 bien desarrollado. Lóbulos externos del surstylus más largos que los internos. Distiphallus sin mayores modificaciones. Genitalia de las hembras con cerci no fusionados al aculeus y parcialmente fusionados entre ellos.

Género *Beebeomyia* Curran

Material revisado:

*Beebeomyia* sp1: **Panamá**: Prov. Panamá. Cerro Azul. 1997. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. C. Korytkowski.

*Beebeomyia* sp 2: INBio: **Costa Rica**: ♂ Prov. Puntarenas. Rancho Quemado, Pens. Osa, 200m nov. 1991. F. Quesada. ♀ Prov. Guanacaste. Río San Lorenzo. Tierras Morenas 1050m. Dic. 1992. Z.P. Tenorio.

Diagnóstico: Tamaño aproximado de 8mm. Coloración predominante marrón. Cabeza en vista lateral verticalmente oval; triángulo ocellar ubicado en el cuarto posterior de la frente. Tórax sin mayores modificaciones. Puente postcoxal esclerotizado. Todos los fémures provistos de espinas gruesas. Alas con manchas variables según la especie, pero siempre con banda costal. Abdomen no pedunculado; sintergito 1+2 bien definido. Sternum 1 rudimentario. Genitalia de los machos sin mayores modificaciones. En algunos ejemplares revisados, la base del distiphallus con proyecciones digitiformes. Genitalia de las hembras con cerci parcialmente fusionadas entre sí y al aculeus.

Género *Coelometopia* Macquart

Material revisado:

*C. costalis*: INBio: 4505 **Costa Rica**: Prov. Limón, Pococí, Colorado, Sector Cerro Pocorí. 30 Km N Cariari 100m. Malaise. 15 dic. 1994- 10 enero 1995. R. Rojas.

*C. trimaculata*: STRI: 4 ♀, 1 ♂. **Panamá**: Arraiján. Loma del Rio. In house 8° 56'45'' N 79° 39'42'' W. 3 mar 1990. A. Aiello. INBio: **Costa Rica**: 1443. Prov. Limón. RB Cerere, Valle la Estrella. 100m. 19-20 abril 1992. E. López

Diagnóstico del género: Tamaño mediano. Coloración variable. Vértex ligeramente hendido. Setas orbitales ubicadas detrás de los ocellus posteriores. Arista antenal desnuda. Notum cubierto por densa micropubescencia. Puente postcoxal esclerotizado. Manchas de las alas variables según la especie. Fémures anteriores desprovistos de espinas y medios y posteriores con espinas gruesas ó delgadas. Abdomen parcialmente pedunculado; sintergito 1+2 definido; sternum 1 ausente. Genitalia de los machos con lóbulos del surstylus rectos; dos prensisetas, una bífida. Genitalia de las hembras con cerci totalmente fusionados al aculeus y entre sí.

Género *Eoulaena* Loew

Material revisado:

*Eoulaena egregia*: NMNH: **Ecuador**: Baños. 2-6-1937. S.W. Frost. **Bolivia**: La Paz. Chulumani (2 Km S) 16° 23.5' S 67° 31.8' W. 1723m. 9-10 mar 2001. W.N. Mathis.

*Eoulaena* spp: NMNH: **Bolivia**: La Paz Nor. Yungas. Coroico, trail to waterfall, 2° forest. 15 ap 2001. A. Norrbom.

Diagnóstico del género: Tamaño aproximado de 9 mm. Color general variable, pero en tonos oscuros. Alas fuscas, con mancha apical. Patas delgadas y largas. Fémures con espinas. Genitalia de las hembras con cerci separados del aculeus, pero parcialmente fusionados entre sí.

Observación: No se analizaron ejemplares machos.

Género *Macrostenomyia* Hendel

Material revisado:

*Macrostenomyia guerini*: INBio: **Costa Rica**: Guanacaste. Liberia. Estación Maritza, lado O Volcán Orosi. 400 m. ene-dic. 1988. NMNH: **Puerto Rico**.

Diagnóstico del género: Tamaño aproximado de 7 mm. Color del cuerpo marrón oscuro. Alas fuscas con mancha apical; CuA no alcanza el margen del ala. Fémures con espinas gruesas. Abdomen ovoide. Genitalia de los machos sin mayores modificaciones. Genitalia de las hembras con cerci parcialmente fusionados al 8vo. segmento abdominal y totalmente fusionados entre sí.

#### Género *Neoidiotypa* Osten-Sacken

Material revisado:

*Neoidiotypa. appendiculata*: PMENT: **Panamá**: Prov. Panamá. Cerro Azul. 1997. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. C. Korytkowski. MIUP: Panamá: Darién. PN Darién. Est. Rancho Frío. Malaise. Julio-agosto 2004. R. Cambra, R. Miranda. INBio: **Costa Rica**: Prov. Puntarenas. Guacimal, San Luis. 1100m. 1 feb. 1993. Z. Fuentes.

*Neoidiotypa* n sp: PMENT: **Perú**. Pasamayo. 1-3 1968. C. Korytkowski.

Diagnóstico del género: Tamaño aproximado de 10 mm. Color general amarillo claro. Aristas antenales plumosas. Tórax con manchas en el notum. Alas con venas supernumerarias en la R2+3. Fémures con espinas gruesas. Abdomen pedunculado. Genitalia de los machos sin mayores modificaciones. Genitalia de las hembras con cerci parcialmente fusionados al 8vo. segmento abdominal y entre sí.

#### Género *Odontomera* Macquart

Material revisado:

*O. ferruginea*: NMNH **Estados Unidos de América**: Maryland: Pr. George. Co. 5 mi SE Anacostia. July 4, 1954. G. Steycal. Bethesda, Md. VII 6 1961. C. Sabrosky.

*O. nitens*: MIUP: **Panamá**: El Mirador de la Yeguada. Prov. Veraguas. 10 agosto 1984. D. Quintero, R. Cambra, J. Jara. Panamá: Los Santos, Cerro Canajagua. Malaise. 15 febrero-3 marzo 2005. P. González. INBio: 2273 ♀ **Costa Rica**: Est. Esquinas. Península de Osa. A. C. Osa, Prov. Puntarenas. 200 m. julio 1993. F. Quezada. 2317 ♀ Costa Rica: 3 km NO de Nacaome, P N Barra Honda, Prov. Guanacaste. 100 m. agosto 1993. M. Reyes.

Diagnóstico del género: Tamaño aproximado de 8 mm. Color generalmente amarillo o anaranjado. Porción anterior de la frente ligeramente “abultada”. Post occipucio muy

expandido. CuA no alcanza el margen del ala. Abdomen pedunculado, con diversos patrones de manchas según la especie. Genitalia de los machos sin mayores modificaciones. Genitalia de las hembras con cerci fusionados entre sí.

#### Género *Poecilomyia* Hendel

Material revisado:

*Poecilomyia longicornis*: PMENT: **Panamá**, Prov. Panamá. Cerro Azul. 1999. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. 2000. C. Korytkowski. Panamá. Capira. 1989. G. Tapia. INBio: ♀ 54013 **Costa Rica**: Prov. Limón, Valle de la Estrella, Res. Bio. Hitoy Cerere, Send. Toma de Agua. 100-400m 11 oct 11 nov. 1999. Umaña. Malaise. NMNH: Panamá, Paraíso, CZ. 12811. A. Busck.

Diagnóstico del género: Tamaño aproximado de 7 mm. Color general marrón oscuro. Frente protuberante a la altura del ocelli anterior. Escapo prorecto y tan largo como el pedicellum. Tercer segmento antenal tan largo como 2 veces la longitud del escapo y pedicellum en conjunto. Fémur anterior sin espinas ventrales, pero si presentes y débiles en los medios y posteriores. Genitalia de los machos con dos pares de prensisetas. Genitalia de las hembras con cerci separados.

#### Género *Richardiodes* Hendel

Material revisado:

*Richardiodes* sp: NMHN **Colombia**: Meta. Dist. Guevara. 1952.

Diagnóstico del género: Tamaño aproximado de 7 mm. Coloración marrón oscura. Puente postcoxal membranoso. Alas hialinas, con mancha apical. Fémures con espinas gruesas. Sintergito 1+2. Sternum 1 vestigial. Genitalia de los machos con lóbulos externos e internos del surstylus muy curvados; dos pares de prensisetas.

Observación: no se analizaron ejemplares hembras.

#### Género *Sepsisoma* Johnson

Material revisado:

*S. erythrocephalum*: NMNH ♂ 81-51y ♀ 82-52: **Trinidad**: St. George. III 1982. Benett. **Costa Rica**: Cartago Prov. Pejibaye. 24-25 march 1987. WE Steiner

*S. flavescens*: NMNH **Estados Unidos de América**: Alexandria Vall 1952. W. W. Wirth.

Diagnóstico del género: Tamaño entre pequeño y mediano, entre 5 mm y 8 mm. Coloración variable. Abdomen pedunculado, con estrechamiento en la mitad del sintergito 1+2. Genitalia de los machos con lóbulos externos e internos del surstylus rectos; dos pares de prensisetas. Genitalia de las hembras con cerci fusionados al 8vo. segmento abdominal y parcialmente fusionados entre sí.

#### Género *Setellida* Hendel

Material revisado:

*S. caerulescens*: MIUP: **Panamá**, Paja de Sombrero, Chiriquí, Rep. Panamá. 3- 4 dic. 1988. R. Cambra. Panamá: Barro Colorado Isl. CZ. V 12 1926. CTG Greene. INBio: ♂ 51810 **Costa Rica**: Prov. Puntarenas. Est. Agujas. Sendero Elvia. 300m. 3 nov. 1998. J. Malarita, I. López, J. Gutiérrez. NMNH: Costa Rica: Pedregoso. DL Rounds.

Diagnóstico del género: Tamaño grande, aproximadamente 9 mm. Cabeza y noto naranja oscuro; pleuras naranja oscuro. Arista antenal plumosa. Alas hialinas como en la fig. TAL. Fémures con espinas débiles. Abdomen azul metálico. Genitalia de los machos sin mayores modificaciones, pero con dos prensisetas. Genitalia de las hembras con las setas del aculeus largas y cerci parcialmente fusionados entre sí y al 8vo. segmento abdominal.

#### Tribu Setellini

#### Género *Coniceps* Loew

Material revisado:

*Coniceps nigra*: NMNH: **Estados Unidos de América**: Mildred. Kas. 5-14-1940. R. H. Beamer.

Diagnóstico del género: Tamaño aproximado de 5 mm. Cuerpo marrón oscuro. Cabeza cónica; área preocular tan amplia como el ancho del ojo. Fémures sin espinas. Genitalia de los machos sin mayores modificaciones. Genitalia de las hembras con cerci parcialmente fusionados entre sí, pero separados del 8vo. segmento abdominal.

Género *Oceanicia* Enderlein

Material revisado:

*Oceanicia* sp: PMENT: **Panamá**, Prov. Panamá. Cerro Azul. 1999. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. 2000. C. Korytkowski.

Diagnóstico del género: Tamaño medio, aproximadamente 7 mm. Cabeza cónica, área preocular tan amplia como el largo del ojo. Vena CuA no alcanza el margen del ala. Genitalia de las hembras con cerci totalmente fusionados entre sí.

Observación: No se analizaron ejemplares machos.

Género *Ozaenina* Enderlein

Material revisado:

*Ozaenina nasuta*: NMNH ♂: **Venezuela**: T.F.A. Basecamp. 0° 51' N 66° 10' W, Cerro Neblina 140 m. 19 march 1984. O. Flint, J. Louton.

Diagnóstico del género: Tamaño medio, aproximadamente 7 mm. Color naranja. Cabeza cónica, área preocular tan amplia con el ancho de un ojo, dorsalmente cóncava y centralmente convexa. Forma del ojo, en vista lateral, verticalmente oval. Genitalia de los machos sin mayores modificaciones al patrón general de la subfamilia.

Observación: no se analizaron ejemplares hembras.

Género *Setellia* Robineau-Desvoidy

Material revisado:

*S. apex*: MIUP **Panamá**. Parque Nacional Darién. Est. Rancho Frío. Malaise. Julio-agosto 2004. R. Cambra, R. Miranda. INBio: ♂ 2184. **Costa Rica**. Estación La Casona. R. B. Monteverde. A. C. Arenal. Prov. Puntarenas, 1520 m. Mayo 1993. N.G. Obando.

*S. costalis*: PMENT **Panamá**, Prov. Panamá. Altos de Pacora. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. 2000. C. Korytkowski. INBio: ♀ 8399 **Costa Rica**: Prov. Guanacaste. Est. Pitilla 9 km S de Santa Cecilia. 700 m. marzo 1996. C. Moraga.

*S. femoralis*: PMENT **Panamá**, Prov. Panamá. Altos de Pacora. Trampa McPhail con proteína hidrolizada. 2001. C. Korytkowski. MIUP: Panamá: Darién. PN Darién. Est.

Rancho Frío. Malaisse. Julio-agosto 2004. R. Cambra, R. Miranda. INBio **Costa Rica**  
♂ Rancho Quemado, 200m. Pen. Osa, Puntarenas, Costa Rica. Julio 1992. F. Quesada.  
*S. micans*: INBio: ♀ 46247 **Costa Rica**, Prov. San José. Send. Alfonso. Estación Sta.  
Elena. 1400m. 13 abril 1997. E. Alfaro. ♂ 46796 Costa Rica, Prov. San José. El  
Gringo Est. Las Nubes de Santa Elena. 1500m. 10 junio 1997. E. Alfaro.

Diagnóstico del género: Tamaño de mediano a grande, variando entre 6mm y 10 mm.  
Coloración variable. Cabeza diagonal u horizontalmente oval. Tórax en vista dorsal  
muy alargado; puente postcoxal membranoso. Fémures delgados, largos y sin espinas  
ventrales; base de la Sc con sétulas; abdomen pedunculado; estrechamiento en la parte  
media del sintergito 1+2. Genitalia de las hembras: ápice del aculeus con cerci  
separados del 8vo. segmento abdominal, pero fusionados entre sí.  
Observaciones: no se examinaron ejemplares machos.



## CONCLUSIONES

1. En el análisis cladístico se pudo confirmar la separación de las subfamilias Epiplatinae y Richardiinae en base a caracteres morfológicos sinapomórficos.
2. La subfamilia Epiplatinae presenta una mayor cantidad de caracteres plesiomórficos y una definición más clara del grupo, lo que representa una posible monofilia de esta subfamilia.
3. Los Richardiinae conformaron tres tribus (Setellini, Richardiini y Odontomeriini) de los cuales los Setellini presentaron una definición más clara.

## **RECOMENDACIONES**

Se deben analizar una mayor cantidad de especies (por género) e incluir aquellos géneros que no pudieron ser estudiados en este trabajo. Del mismo modo, es menester analizar una mayor representación de machos y hembras.

Igualmente necesario es investigar la ecología de cada género, en especial aquellos aspectos relacionados con su reproducción y con el desarrollo de los estados inmaduros. Finalmente, para lograr un mejor entendimiento de las relaciones evolutivas, sería necesario incluir datos biogeográficos que permitan interpretar sobre los posibles factores geográficos que interfirieron en su diversificación.

## BIBLIOGRAFIA

- Aczél, M. 1950. Catálogo de la subfamilia Americana Richardiinae (Diptera, Acalyprata, Otitidae). *Acta Zool. Lilloana*, 9: 5-47.
- Borror, D; de Long, D. y Triplehorn, C. 1981. An introduction to the Study of the Insects. 5<sup>th</sup>. Edition. 827pp.
- Boscán, N; Rosales, C. y Godoy, F. 2000. La mosca del fruto de la piña *Melanoloma viatrix* (Diptera: Richardiidae) nuevo insecto plaga en Venezuela. *Agro. Trop.* 50 (1): 135-140.
- Curran, C. 1934a. The Diptera of Kartabo, Bartica Distric, British Guiana. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 66: 288-534.
- Curran, C. 1934b. The families and genera of the North American Diptera. Ballou Press, N. Y.
- Enderlein, G. 1912. Die Richardiinen des Stteter Museums. *Sber. Ges. Nat. Berl.* 1912: 99-113.
- Griffiths, G. 1972. The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrapha, with special reference to the structure of the male postabdomen. *Series Entomologica* 8. 338 pp.
- Hendel, F. 1911a. Diptera Fam. Muscaridae. Subfamilie Richardiinae. *Genera Insectorum* 113: 1-56.
- Hendel, F. 1911b. Die Arten der Dipteren-Subfamilie Richardiinae. *Deustsch. Ent. Zeitschr.* 181-212; 239-270; 367-396.
- Hendel, F. 1932. Beiträge zur kenntnis des kopulationapparates der Cyclorraphen Dipteren. *Zoomorphologie.* 31 (2): 328-370.
- Hennig, W. 1937. Beiträge zur Systematik der Richardiiden. *Rev. Entomol. Rio Jan.* 7: 21-34.
- Hennig, W. 1938. Beiträge zur Systematik der Richardiiden. *Rev. Entomol. Rio Jan.* 8: 111-122.
- Korneyev, V. 2000. Phylogenetic relationships among the Families of the Superfamily Tephritoidea. En: M. Aluja; A. Norrbom (Edit.). *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior.* Edit.. CRC. 428p.
- McAlpine, J. 1976. Systematic position of the genus *Omomyia* Coquillett and its transference to the Richardiidae (Diptera). *Can. Ent.* 108: 849-853.

- McAlpine, J. 1977. A revised classification of the Piophilidae, including "Neottiophilidae" and "Thyreophoridae" (Diptera: Schizophora). Mem. Entomol. Soc. Can. 103: 1-66.
- McAlpine, J. 1989. Phylogeny and classification of the Muscomorpha. En: J. McAlpine (Edit.). Manual of Nearctic Diptera. Monograph 28. Vol. 3. 1580 pp.
- Peñaranda, E. y Ospina, M. 1995. Consideraciones generales sobre *Melanoloma viatrix* Hendel, una nueva plaga en piña. Rev. Colom. Entomol. 21: 1-8.
- Perez-Gelabert, D. y Thompson, C. 2006. A new genus and species of Richardiidae (Diptera) from Hispaniola. Zootaxa. 1259: 21-32.
- Sivinski, J. 2000. Breeding habits and sex in families closely related to the Tephritidae: Opportunities for comparative studies of the evolution of Fruit Flies Behavior. En: M. Aluja; A. Norrbom (Edit.). Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. Edit.. CRC. 428p.
- Steyskal, G. 1958. Notes on the Richardiidae with a review of the species know to occur in the United States. Ann. Entomol. Soc. Am. 51: 302-310.
- Steyskal, G. 1968. Family Richardiidae. En: A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States. Dep. Zool. Univ. Sao Paulo. 53: 1-26.
- Steyskal, G. 1987. Richardiidae. 1580 pp. En: J. McAlpine (Edit.). Manual of Nearctic Diptera. Monograph 28. Vol. 2.

## **ANEXOS**



Figuras 1-3: Forma de la cabeza en vista lateral. 1: verticalmente oval (*Odontomera ferruginea*). 2: horizontalmente oval (*Macrostenomyia guerini*). 3: cónica (*Oceanicia* sp).



Fig. 4-6: Forma de los ojos en vista lateral. 4: Ojo verticalmente oval (*Setellia nigra*). 5: horizontalmente ova (*Ocaenicia* sp). 6: diagonalmente oval (*Sepsisoma* sp).



Fig. 7-8: Angulo entre la frente y la facia. 7 ángulo recto (*Setellia micans*). 8: ángulo agudo (*Ozeanina* sp).

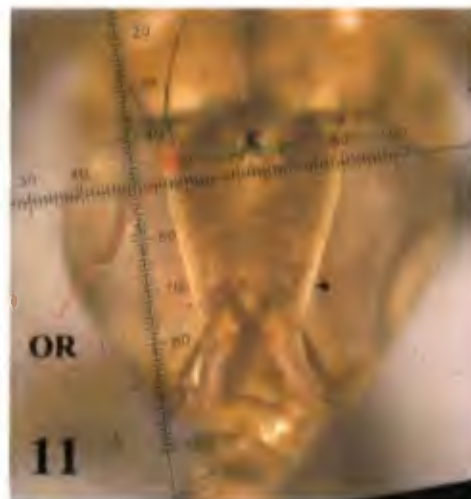
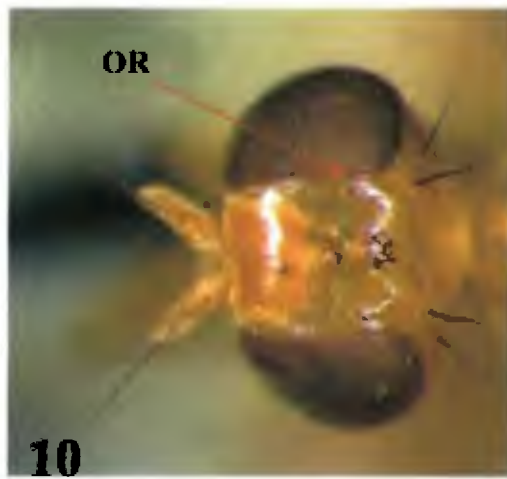
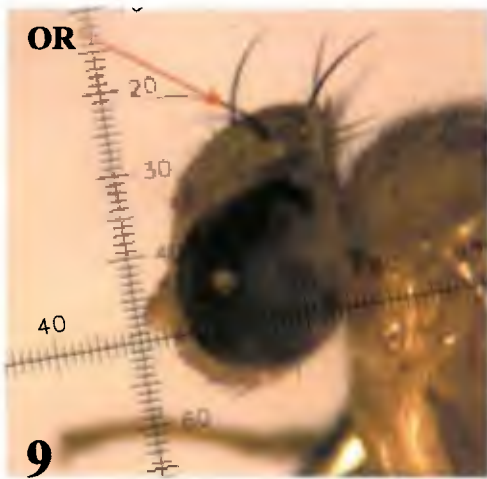


Fig. 9-11: Ubicación de las setas orbitales en la frente. 9: mitad posterior (*Schnusimyia* sp). 10: tercio posterior (*Odontomera ferruginea*). 11: cuarto posterior (*Epiplatea hondurana*).

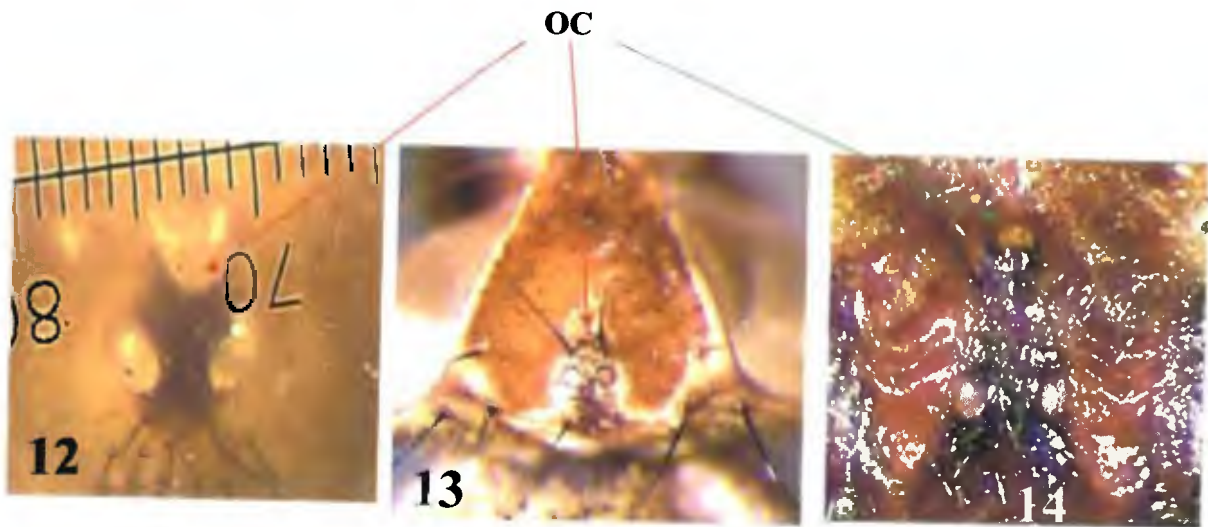


Fig. 12-13: Distancia entre el ocellus anterior y los posteriores. 12: distancia igual al diámetro del ocellus central (*E. hondurana*). 13: distancia dos veces mayor al diámetro del ocellus central (*Automola automaria*). 14: mayor a dos veces el diámetro del ocellus central (*Melanoloma canopilosa*).

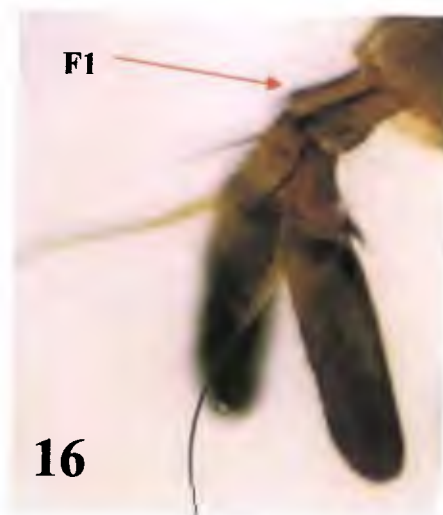


Fig. 15-16: Primer segmento antenal. 15: decumbente (*Euolena egregia*). 16: prorecto (*Hemixantha* sp).



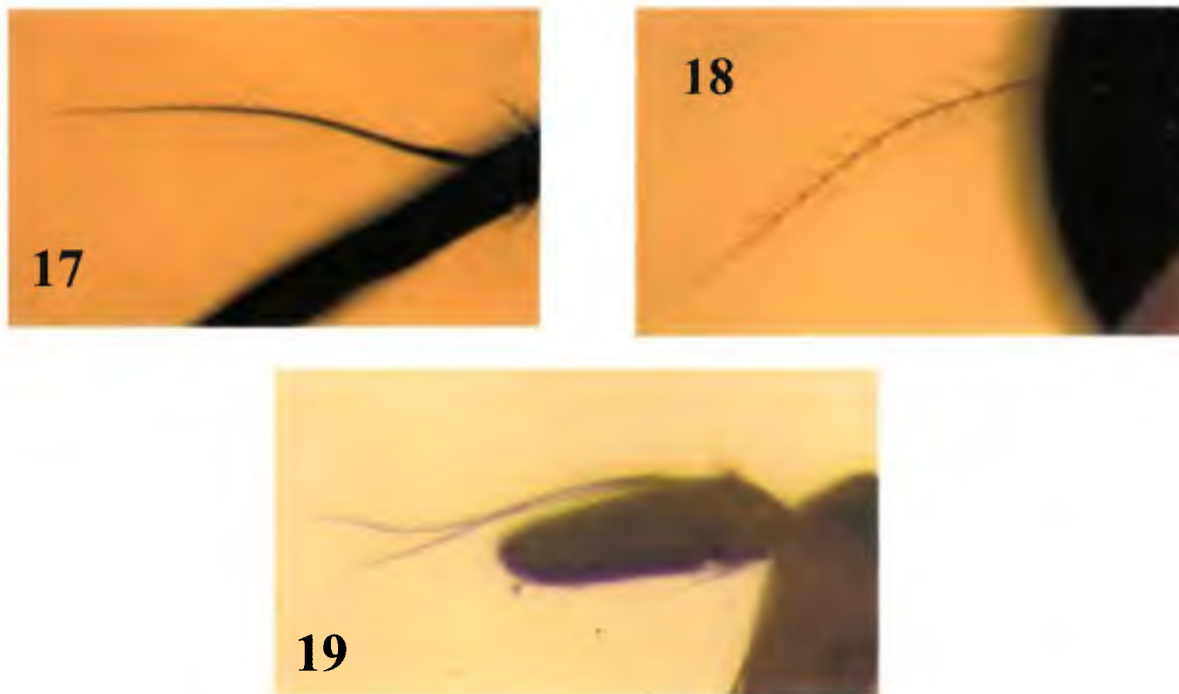


Fig. 17-19: Arista antenal: 17: pubescente (*Melanoloma canopilosa*). 18: plumosa (*Setellida caeruluscens*). 19: micropubescente (*Oceanicia* sp).



Fig. 20-22: Forma del tercer segmento antenal. 20: oval (*A. automaria*). 21: oblongo (*Coelometopia longicornis*). 22: ahusado (*M. canopilosa*).

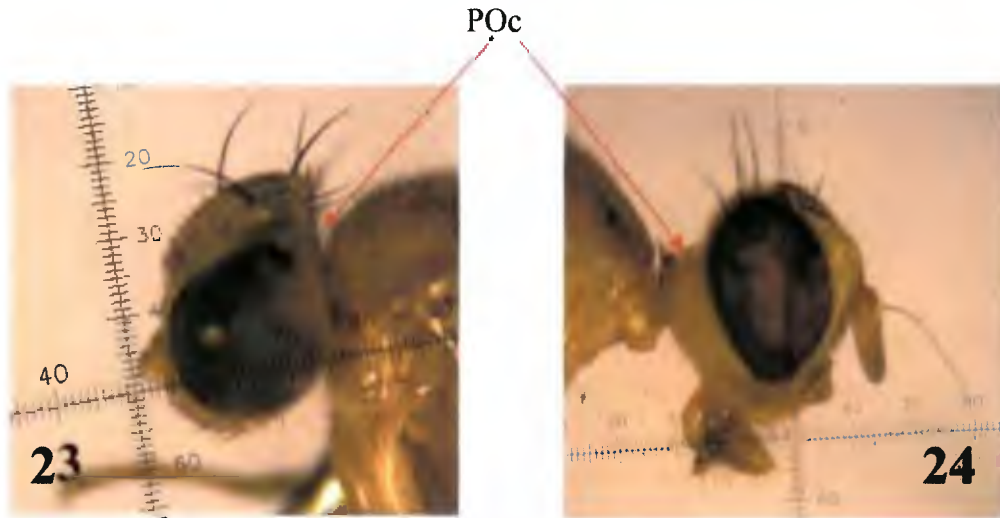


Fig. 23-24: Expansión del postoccipucio. 23: ausente (*Schnusimyia* sp). 24: presente (*Odontomera nitens*).



Fig. 25-26: Mesonotum en vista dorsal. 25: tan largo como ancho (*Richardia podagrica*). 26: más largo que ancho (*Ocaenicia* sp).

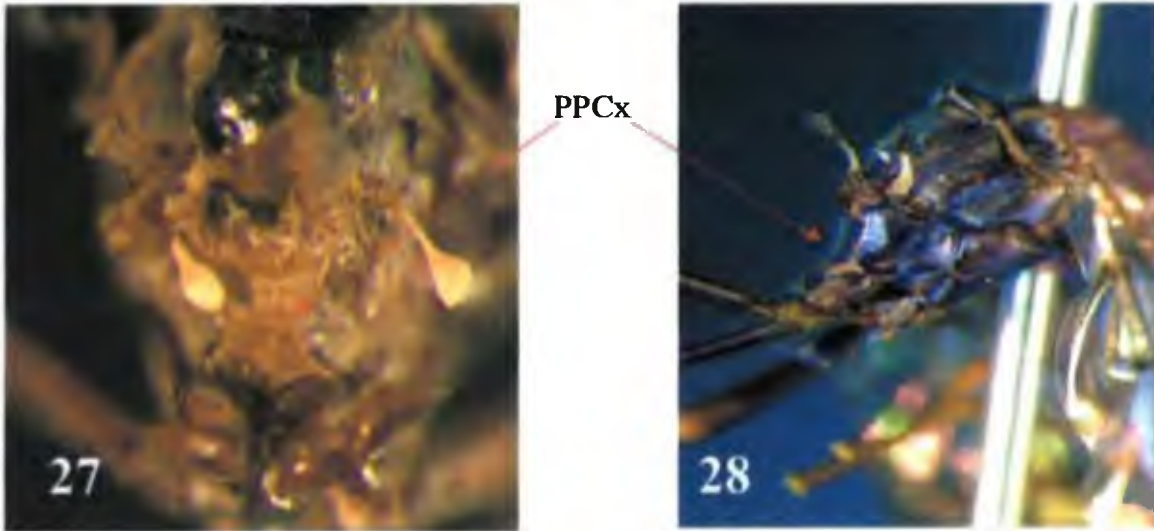


Fig. 27-28: Puente postcoxal: 27: membranoso (*A. automaria*). 28: esclerotizado (*Batrachophthalmun* sp).

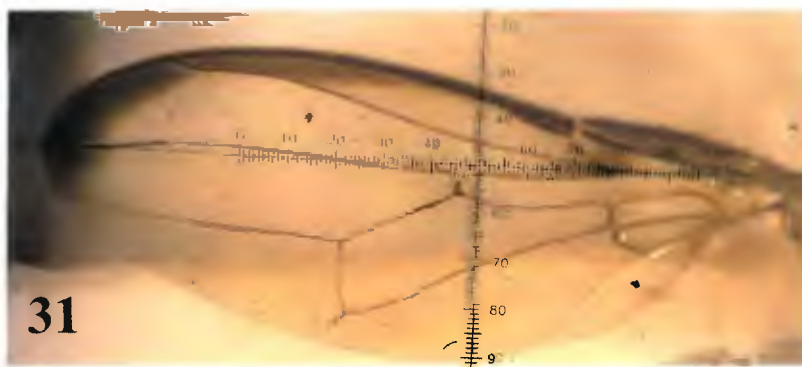
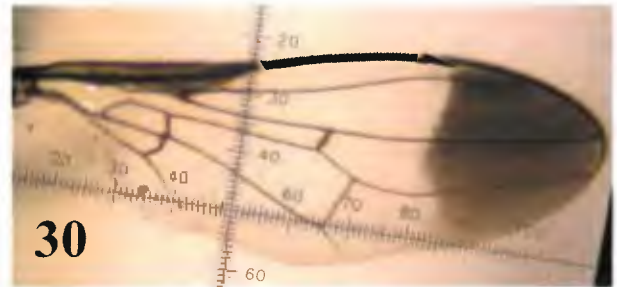
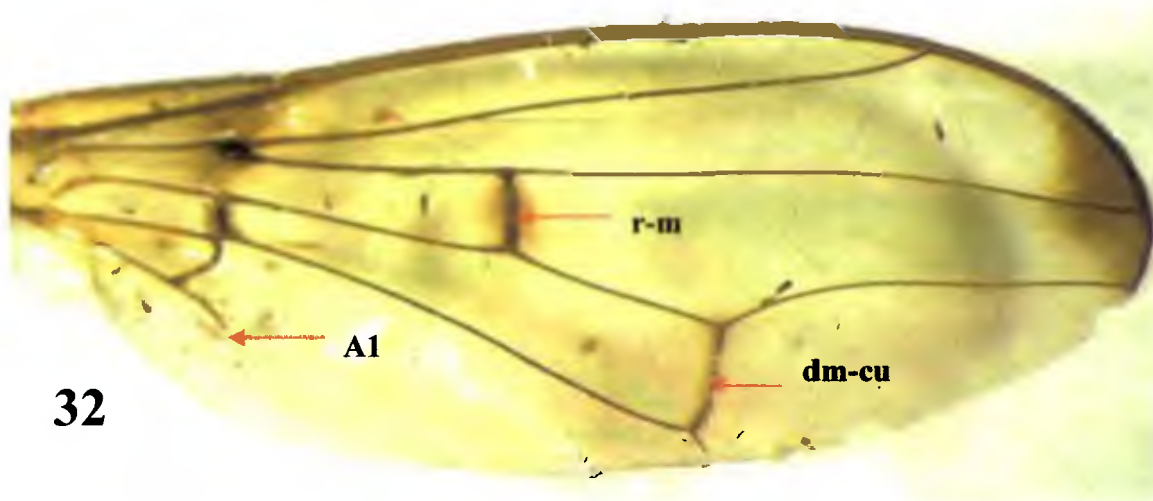
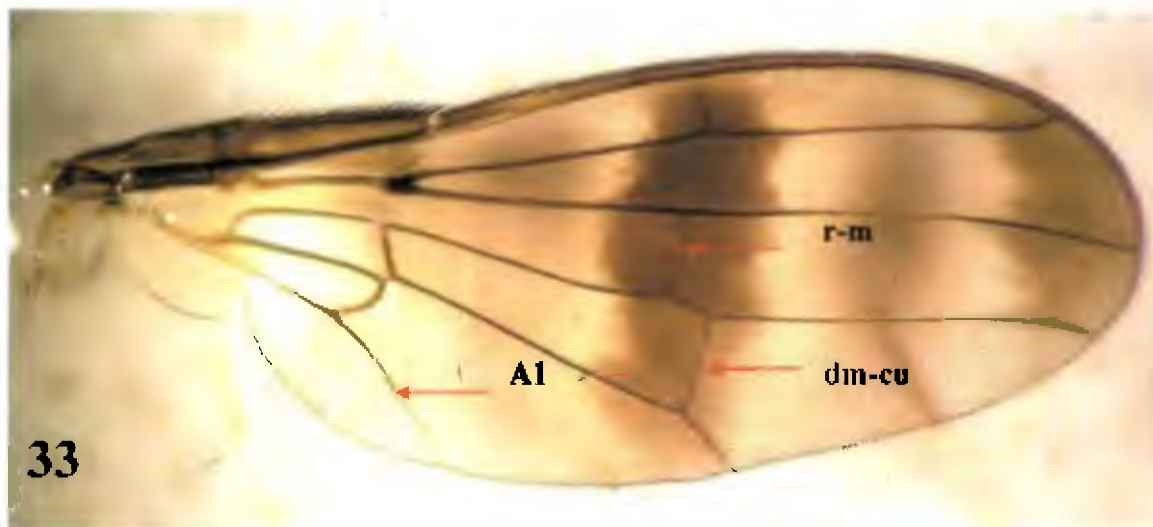


Fig. 29-31: Banda costal. 29: ausente (*Odontomera* sp). 30: presente pero no alcanza el ápice (*S. micans*). 31: presente y alcanza el ápice (*Coilometopia costalis*).



32



33

Fig. 32-33. Distancia de la vena r-m con respecto a dm-cu. 32: mayor a la longitud de dm-cu. 33: menor a la longitud de dm-cu. Longitud de la vena A1. 32: no alcanza el margen del ala (*Odontomera* sp). 33: alcanza el margen del ala (*Hemixantha* sp).





Fig. 34-36. Espinas en los fémures. 34: ausentes (*A. automaria*). 35: espinas delgadas (*Antineuromyia appendiculata*). 36: espinas gruesas (*Hemixantha* sp).



Fig. 37-38. Forma del abdomen. 37: no pedunculado (*Setellida caerulescens*). 38: pedunculado (*Neoidiotypa appendiculata*).

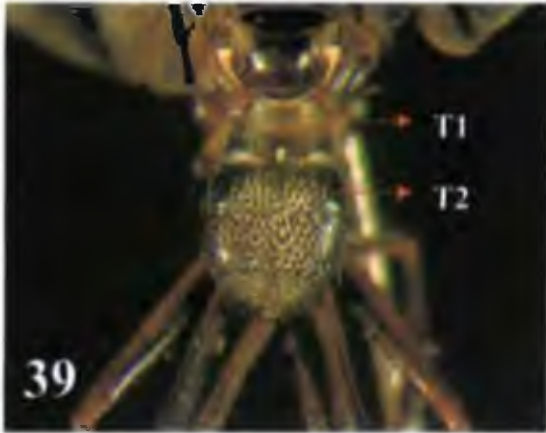


Fig. 39-40. Tergitos abdominales 1 y 2. 39: separados (*A. automaria*). 40: fusionados (sintergito 1+2) (*R. telescopica*).



Fig. 41-42. Epandrium: 41: hemiesférico (*Schmusimyia*). 42: piriforme (*C. trimaculata*).



43



44

Fig. 43-44: Lóbulos del surtylus. 43: rectos (*E. hondurana*). 44: curvados (*Neoidiotypa appendiculata*).



45



46



47

Fig. 45-47: Cerci. 45: Totalmente separados (*Batrachophthalmun* sp). 46: parcialmente separados (*Hemixantha* sp). 47. totalmente fusionados (*Sepsisoma* sp).