Paula Fernanda Motta Rodrigues

Sistemática de Ecliminae Hall, 1969 (Diptera, Bombyliidae)

Resumo

Os Bombyliidae constituem uma das maiores famílias de Diptera, com mais de 5000 espécies conhecidas em todo mundo, sendo a família de moscas com maior representatividade nas regiões desérticas da Terra. Os adultos são predominantemente heliófilos e alimentam-se de néctar, hábito que os tornam importantes polinizadores. Os estágios jovens são pouco conhecidos. Atualmente os Bombyliidae encontram-se divididos em 16 subfamílias e 18 tribos. A subfamília Ecliminae inclui nove gêneros, com ocorrências em todas as regiões geográficas, exceto na Oriental. Esse trabalho teve como objetivos: levantar caracteres morfológicos para utilização em análise cladística da subfamília Ecliminae; testar a monofilia da subfamília e dos gêneros incluídos; e propor uma hipótese de relacionamento filogenético entre os gêneros e espécies de Ecliminae. O material analisado nesse estudo incluiu exemplares provenientes de coleções nacionais e internacionais, via empréstimo e observação *in locu*. O estudo comparativo dos caracteres morfológicos foi conduzido à luz da teoria da Sistemática Filogenética. Para tanto, foram construídos 219 caracteres morfológicos e realizadas análises cladísticas, sob pesagem igual e implícita dos caracteres. A análise com pesagem igual resultou em um conjunto de 10 árvores igualmente parcimoniosas ($P=1070$; IC, excluindo os caracteres autapomórficos=29; IR=63), cujo consenso estrito apresentou algumas politomias dentro do gênero *Eclimus*. A análise com pesagem implícita resultou em uma árvore mais parcimoniosa ($P=1082$; IC, excluindo os caracteres autapomórficos=28; IR=63), muito mais resolvida em comparação ao consenso estrito sob pesagem igual. A subfamília Ecliminae é polifilética, uma vez que a espécie *Thevenetimyia ziegleri* posicionou-se fora do grupo. Para recuperar a monofilia do clado, propôs-se a retirada dessa espécie, para qual se sugeriu a criação de um gênero novo ainda não nomeado. Os gêneros *Tillyardomyia*, *Paratoxophora*, *Marmasoma*, *Palintonus*, *Cyrtomyia* e *Lepidophora* tiveram sua monofilia recuperada. Os gêneros *Eclimus* e *Thevenetimyia* mostraram-se parafiléticos. Assim sendo, propôs-se *Thevenetimyia* como sinônimo júnior de *Eclimus*. Além disso, o presente trabalho reduziu o *status* taxonômico de Ecliminae para tribo (Eclimini), uma vez que o grupo posicionou-se dentro da subfamília Bombyliinae, corroborando o resultado obtido por YEATES (1994) em sua análise cladística de Bombyliidae.

PALAVRAS-CHAVE: Sistemática, Ecliminae, Filogenia, Diptera, Bombyliidae.

Abstract

*The Bombyliidae constitute one of the largest families of Diptera, with more than 5000 species known worldwide, being the family of flies with more known records in the desert regions of the earth. Adults are predominantly heliophilous and feed on nectar, an habit that makes them important pollinators. The immature are poorly known. Currently the Bombyliidae are divided into 16 subfamilies and 18 tribes. The Ecliminae subfamily includes nine genera, with occurrences in all geographic regions except the Oriental. This study aimed: to raise morphological characters for use in cladistic analysis of Ecliminae subfamily; to test the monophyly of the subfamily and included genera; and to propose a hypothesis of phylogenetic relationships among the genera and species of Ecliminae. The material analyzed in this study included specimens from national and international collections, by loans and studies in locus. The comparative study of morphological characters was conducted in the light of the theory of phylogenetic systematics. To do so, it was built 219 morphological characters and the cladistic analyzes was carried out under equal and implicit weighing. The analysis with equal weighting resulted in a set of 10 equally parsimonious trees ($P = 1070$, CI, excluding the autapomorphic characters = 29; $RI = 63$), whose strict consensus showed some polytomies within the genus *Eclimus*. The analysis with implied weighing resulted in a more parsimonious tree ($P = 1082$, CI, excluding the autapomorphic characters = 28; $RI = 63$), more resolved than the strict consensus tree on equal weighting. The Ecliminae subfamily is polyphyletic, since the species *Thevenetimyia ziegleri* was placed outside the group. To retrieve the monophyletic clade, it is proposed the withdrawal of this species, for which it is suggested the erection of a new genus not yet named. The genera *Tillyardomyia*, *Paratoxophora*, *Marmasoma*, *Palintonus*, *Cyrtomyia* and *Lepidophora* had their monophyly recovered. The genera *Eclimus* and *Thevenetimyia* proved to be paraphyletic. Therefore, it is proposed *Thevenetimyia* as being a junior synonym of *Eclimus*. In addition, this study reduced the taxonomic status of Ecliminae to tribe (Eclimini), once the group is positioned itself within the Bombyliinae subfamily, corroborating the results obtained by YEATES (1994) in his cladistic analysis of Bombyliidae.*

KEYWORDS: Systematics, Ecliminae, Phylogeny, Bombyliidae, Diptera.

Introdução

Aspectos gerais da família Bombyliidae Latreille, 1802

Os Bombyliidae constituem uma das maiores famílias de Diptera, com 4941 espécies conhecidas em todo mundo (THOMPSON, 2008), número somente inferior aos Tipulidae (14000), Tachinidae (9200), Syrphidae (5800), Asilidae (5600), Ceratopogonidae (5300) e Dolichopodidae (5100). Apresentam ampla distribuição em todos os continentes, exceto na Antártica e em algumas ilhas oceânicas. Encontram-se comumente em regiões áridas e semi-áridas, sendo a família de moscas com maior representatividade nas regiões desérticas da Terra (EVENHUIS & GREATHEAD, 1999).

Os adultos são predominantemente heliófilos e se alimentam de néctar, com exceção das espécies que apresentam aparelho bucal vestigial. São freqüentemente observados em trilhas sob rochas ou sob galhos, ou ainda, alimentando-se em uma grande variedade de plantas floridas. As fêmeas, além de néctar, alimentam-se de pólen, ingrediente indispensável para o desenvolvimento e a maturação dos óvulos. Como resultado dessa dieta baseada em néctar e pólen, os Bombyliidae são freqüentemente os principais polinizadores de muitas plantas, especialmente daquelas que ocorrem nas regiões desérticas do planeta. Estudos demonstram que algumas plantas dependem diretamente dos Bombyliidae para realização de sua polinização de tal forma que a sobrevivência de algumas espécies ameaçadas pode depender da preservação de seus Bombyliidae polinizadores (EVENHUIS & GREATHEAD, 1999).

Os estágios jovens são pouco conhecidos devido à dificuldade em coletá-los, uma vez que a maioria é predadora, inquilina ou parasita de ovos e de imaturos de uma grande variedade de insetos, o que também dificulta sua criação em laboratório. Por outro lado, a descrição de pupários em trabalhos taxonômicos encontra-se em um estágio um pouco mais avançado. Alguns Bombyliidae são parasitoides primários de imaturos de insetos holometábolos, como Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera e outros Diptera (YEATES & GREATHEAD, 1997), outros são conhecidos por predação de ovos de Orthoptera. Algumas espécies são inimigas naturais de muitas pragas, incluindo gafanhotos, lagartas e moscas tse-tsé (EVENHUIS & GREATHEAD, 1999). Existem ainda aqueles que se desenvolvem em ninhos de vespas solitárias e abelhas (HULL, 1973; EVENHUIS & GREATHEAD, *op. cit.*). YEATES & GREATHEAD (*op. cit.*) descreveram dois tipos de cleptoparasitismo em Bombyliidae, um deles presente somente em *Lepidophora* Westwood, gênero objeto deste estudo, em que suas larvas se alimentam somente dos mantimentos da larva do hospedeiro, privando-a de alimentação.

Os Bombyliidae apresentam uma ampla variação de tamanho (por exemplo, espécies dos gêneros *Apolysis* Loew, com comprimento de 1,5 mm, e *Exoprosopa* Macquart, com envergadura de 60 mm) e formas (mimetizando vespas, como o gênero *Systropus* Wiedemann, e abelhas, como *Bombomyia* Greathead). Os adultos da maioria das espécies apresentam um voo bastante ágil, sendo capazes de pairar no ar, além de se movimentarem em todas as direções. Muitas espécies de Bombyliidae possuem padrões

coloridos de faixas e manchas nas asas e no corpo, o que a torna uma das famílias de Diptera de aparência mais notável (EVENHUIS & GREATHEAD, 1999).

A monofilia de Bombyliidae é sustentada pelas seguintes sinapomorfias: presença de apódemas occipitais; apódema da gonocoxa reduzido; apódema ejaculatório comprimido lateralmente; e, presença de uma complexa bomba de esperma (YEATES, 1994). Atualmente, os Bombyliidae são divididos em 16 subfamílias e 18 tribos, assim distribuídas: Oligodraninae; Usiinae (Apolysini e Usiini); Phthiriinae (Phthiriini e Poecilognathini); Toxophorinae (Gerontini, Systropodini e Toxophorini); Heterotropinae; Bombyliinae (Acrophthalmydini, Bombyliini e Conophorini); Ecliminae; Crocidiinae; Mariobezziinae; Xenoprosopinae; Oniromyiinae; Cythereinae; Lomatiinae (Lomatiini e Peringueyimyini); Antoniinae; Tomomyzinae; Anthracinae (Anthracini, Aphoebantini, Exoprosopini, Prorostomatini, Villini e Xeramoebini) (EVENHUIS & GREATHEAD, 1999).

Histórico taxonômico da subfamília Ecliminae Hall, 1969

HALL (1969) erigiu a subfamília Ecliminae para alocar os gêneros *Eclimus* Loew, *Thevenetimyia* Bigot e *Marmasoma* White, inseridos previamente em Cylleniinae. Segundo o autor, Ecliminae teria posição intermediária entre Cylleniinae (com o occipício escavado) e Toxophorinae (com o pronoto acentuadamente mais desenvolvido). O autor manteve os gêneros *Cyrtomyia* Bigot e *Lepidophora* Westwood em Toxophorinae, juntamente com *Toxophora* Meigen. Tais gêneros haviam sido retirados de Cylleniinae previamente por BEZZI (1924).

HULL (1973) rebaixou o *status* taxonômico de Ecliminae para tribo (Eclimini) e a inseriu dentro da subfamília Bombyliinae. Entretanto, o autor considerou como táxons da subfamília os gêneros *Eclimus* Loew, *Thevenetimyia* Bigot e *Tillardomyia* Tonnoir, conformação diferente da proposta por HALL (1969). Além disso, HULL (*op. cit.*) propôs uma nova tribo dentro de Bombyliinae para alocar o gênero *Paratoxophora* Engel (Paratoxophorini) e uma nova tribo de Toxophorinae, Lepidophorini, para inserir os gêneros *Lepidophora* Westwood, *Cyrtomyia* Bigot, *Palintonus* François e *Marmasoma* White (previamente alocado em Ecliminae, por HALL (1969)). O autor afirmou que não há justificativas para colocar os gêneros *Eclimus* e *Thevenetimyia* em uma subfamília separada, alegando que as verdadeiras relações dos Bombyliidae e a filogenia da família são mais bem entendidas ao alocar estes numerosos grupos peculiares em tribos inseridas em grandes subfamílias.

BOWDEN (1985) reduziu para oito o número de tribos de Bombyliinae, subfamília até então composta por onze tribos, segundo HULL (1973). Eclimini e Cythereini foram elevadas à categoria de subfamília e Mariobezziini foi incluída na nova subfamília Cythereinae.

GREATHEAD (1988) redefiniu a subfamília Ecliminae e propôs um fenograma de afinidades dos gêneros nela incluídos, a saber: *Eclimus* Loew, *Thevenetimyia* Bigot, *Lepidophora* Westwood, *Palintonus* François, *Cyrtomyia* Bigot, *Marmasoma* White e *Tillyardomyia* Tonnoir. Para tanto, elaborou uma lista de 24 caracteres morfológicos, sendo 22 deles utilizados na análise fenética apresentada. Esses caracteres foram obtidos a partir da análise de espécimes dos gêneros de Ecliminae supracitados e também de representantes

dos gêneros da então subfamília Systropodinae, *Toxophora* Meigen, *Systropus* Wiedemann e *Geron* Meigen. O fenograma de afinidades resultante indicou relacionamentos que são consistentes com a divisão intuitiva da subfamília em três grupos de gêneros e suas distribuições geográficas, suportando uma origem Gonduânica da subfamília, exceto pelo gênero *Thevenetimyia*, que tem uma distribuição disjunta e pode ser considerada relictual.

YEATES (1994) apresentou a primeira hipótese filogenética baseada em caracteres morfológicos para Bombyliidae, propondo uma classificação para a família com base em análise cladística. Essa hipótese filogenética foi obtida a partir de 154 caracteres morfológicos (147 de adultos e sete de larvas). Em seus resultados, os táxons representantes da subfamília Ecliminae apareceram como um dos membros “mais distais” de Bombyliinae, levando o autor a reduzir para tribo (Eclimini) o *status* taxonômico do grupo. O autor obteve duas resoluções diferentes para o posicionamento dos gêneros pertencentes a essa tribo, que diferiram principalmente em relação ao posicionamento do gênero *Marmasoma* White, ora grupo-irmão de *Lepidophora* Westwood + *Cyrtomyia* Bigot, ora grupo-irmão de *Paratoxophora* Engel (relacionamento mais provável sugerido pelo autor). Além disso, essa análise revelou um relacionamento de grupos-irmãos entre *Lepidophora* e *Cyrtomyia*, e *Thevenetimyia* Bigot e *Eclimus* Loew. A partir desse estudo, a tribo Eclimini passou a contar com os seguintes gêneros: *Cyrtomyia*, *Paratoxophora*, *Thevenetimyia*, *Eclimus*, *Palintonus* François, *Lepidophora*, *Marmasoma* e *Tillyardomyia* Tonnoir. Contudo, YEATES (*op. cit.*) ressaltou que a inclusão, numa análise futura, de *Palintonus*, de *Tillyardomyia* e de uma grande amostra taxonômica e geográfica do gênero *Thevenetimyia* poderia resolver as relações entre as espécies da tribo.

EVENHUIS & GREATHEAD (1999) preferiram devolver o *status* de subfamília para Ecliminae, uma vez que os gêneros nela incluídos são morfológicamente muito distintos dos demais Bombyliinae: alongados, usualmente sem cerdas e apresentam uma modificada câmara de areia na terminália feminina. A subfamília inclui 59 espécies distribuídas em nove gêneros, a saber: *Alepidodophora* Cockerell, gênero fóssil que possui quatro espécies com registro Neártico no período Oligoceno; *Cyrtomyia* Bigot, único gênero exclusivamente Neotropical, constituído por duas espécies; *Eclimus* Loew, exclusivamente Paleártico, formado por duas espécies; *Lepidophora* Westwood inclui oito espécies com ocorrências Neártica e Neotropical; *Marmasoma* White, gênero monotípico, com ocorrência exclusiva na Austrália/Oceania; *Palintonus* François, monotípico, exclusivamente Afrotropical; *Paratoxophora* Engel, monotípico, exclusivamente Afrotropical; *Thevenetimyia* Bigot, maior gênero da subfamília, inclui 39 espécies, sendo 26 assinaladas para a região Neártica, seis para a Austrália/Oceania, três para a região Paleártica, duas com ocorrências nas regiões Neártica e Neotropical, uma com ocorrências Afrotropical e Paleártica, e uma com *patria ignota*; e, por último, o gênero *Tillyardomyia* Tonnoir, monotípico, com distribuição na Austrália/Oceania (EVENHUIS & GREATHEAD, 1999; HANSBENLI, 2005; DILS, 2009).

Conclusões

Com base na análise cladística das espécies de Ecliminae realizada pelo presente estudo foram obtidas as seguintes conclusões:

1. A subfamília Ecliminae, como delimitada atualmente, é um grupo polifilético de táxons. Para recuperar sua monofilia, deve-se retirar a espécie *Thevenetimyia ziegleri* Dils do grupo.
2. Um gênero novo precisa ser erigido para alocar a espécie *T. ziegleri* Dils previamente incluída em *Thevenetimyia* Bigot, sendo, portanto, um gênero monotípico. Não foi possível posicioná-lo em nenhuma subfamília de Bombyliidae devido à falta de informações para tal inferência, sendo, portanto, considerado como *Insertae sedis*.
3. O status taxonômico da subfamília Ecliminae é alterado para tribo (Eclimini), uma vez que o clado encontra-se posicionado dentro da subfamília Bobmyliinae, corroborando a classificação proposta por YEATES (1994).
4. A tribo Eclimini é formada por dois grupos monofiléticos. O Grupo I inclui os seguintes gêneros (em notação parentética): (*Paratoxophora* Engel (*Tillyardomyia* Tonnoir (*Marmasoma* White (*Palintonus* François (*Cyrtomyia* Bigot, *Lepidophora* Westwood)))). Já o Grupo II é composto pelo gênero *Eclimus* Loew (redefinido aqui).
5. Os gêneros que compõem o Grupo I foram recuperados como monofiléticos.
6. A relação entre *Cyrtomyia* e *Lepidophora* como grupos-irmãos corroborou as proposições de PAINTER & PAINTER (1974), HALL (1975), GREATHEAD (1988) e YEATES (1994).
7. O posicionamento do gênero *Palintonus* como grupo-irmão do clado formado por *Cyrtomyia* e *Lepidophora* corroborou o arranjo proposto por GREATHEAD (1988).
8. Os gêneros *Eclimus* Loew e *Thevenetimyia* Bigot não são recuperados como monofiléticos. As espécies de *Eclimus* (*E. gracilis* e *E. perspicillaris*) aparecem como um clado incluído entre os *Thevenetimyia*. Para solucionar o problema taxonômico e recuperar a monofilia do Grupo II, propõe-se que *Thevenetimyia* seja sinonimizado ao gênero *Eclimus*, que a partir do presente estudo para a contar com 40 espécies.
9. Embora não seja possível apontar a posição filogenética da tribo Eclimini dentro de Bombyliinae devido à pequena amostragem dos grupos externos, os resultados desse estudo podem contribuir para estudos futuros em um nível mais abrangente, principalmente em relação à gama de novos caracteres construídos e utilizados pela primeira vez em uma análise cladística para Bombyliidae.

Referências Bibliográficas

- AMORIM, D. S. 2002. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Holos Editora, Ribeirão Preto. 156 pp.
- BEZZI, M. 1924. **The Bombyliidae of the Ethiopian region**. Oxford Univ. Press, London. 390 pp.
- BOWDEN, J. 1985. The tribal classification of the Bombyliinae with particular reference to the Bombyliini and Dischistini, and the description of a new genus from South America (Dipt., Bombyliidae). **Entomologist's Monthly Magazine** **121**: 99-107.
- BRYANT, H. N. 1997. Hypothetical ancestors and the rooting of cladograms. **Cladistics** **13**: 337-348.
- CUMMING, J. M. & WOOD, D. M. 2009. Adult Morphology and Terminology, p.9-50. *In*: BROWN, B. V.; BORKENT, A.; CUMING, J.M.; WOOD, D.M.; WOODLEY, N.E. & ZUMBADO, M. A. (Eds.). **Manual of Central American Diptera**. Ottawa, NRC Research Press, Vol. 1.
- DILS, D. 2009. A new species of the genus *Thevenetimyia* (Diptera: Bombyliidae, Ecliminae) from Iran with notes about the male of *Thevenetimyia hirta*. **Phegea** **37(4)**: 121-125.
- EVENHUIS, N. L. & GREATHED, D. J. 1999. **World catalog of bee flies (Diptera Bombyliidae)**. Backhuys Publishers Leiden, Netherlands. 756 pp.
- FARRIS, J.S. 1989. The Retention Index and the Rescaled Consistency Index. **Cladistics** **5**: 417-419.
- _____. 1970. Methods for computing Wagner trees. **Systematic Zoology** **19**: 83-92.
- 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.
- GHARALI, B.; KAMALI, K.; EVENHUIS, N. & TALEBI, A. A. 2010. Two new species of the genus *Apolysis* (Apolysini, Bombyliidae, Diptera) from the north of Iran. **Zootaxa** **2441**: 41-52.
- GOLOBOFF, P. 2003. Improvements to resampling measures of group support. **Cladistics** **19 (4)**: 324-332.
- GOLOBOFF, P. A., FARRIS, J. S. & NIXON, K. C. 2008a. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics** **24**: 774-786.

- GOLOBOFF, P. A.; CARPENTER, J. M.; ARIAS, J. S. & ESQUIVEL, D. R. M. 2008b. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. **Cladistics** **24**(5): 758-773.
- GREATHEAD, D. J. 1988. The relationships of *Tillyardomyia* Tonnoir with a redefinition of the subfamily Ecliminae (Diptera: Bombyliidae). **New Zealand Entomologist** **11**: 14-21.
- GREATHEAD, D. J. & EVENHUIS, N. L. 2001. Annotated keys to the genera of African Bombylioidea (Diptera: Bombyliidae; Mythicomysiidae). **African Invertebrates** **42**: 105-224.
- HALL, J. C. 1969. A review of the Cylleninae with a world revision of the genus *Thevenemyia* Bigot (Eclimus auct.) (Diptera: Bombyliidae). **University of California Publications in Entomology** **56**: 1-85.
- _____. 1975. The Bombyliidae of Chile. **University of California Publications in Entomology** **76**: 1-278.
- HANSBENLI, A. 2005. A new species of *Thevenetimyia* Bigot, 1892 (Diptera, Bombyliidae, Ecliminae) from Turkey. **Entomological News** **16**(1): 11-14.
- HAUSER, D. L. & PRESCH, W. 1991. The effect of ordered character on phylogenetic reconstruction. **Cladistics** **7**: 243-265.
- HAWKINS, J. A.; HUGHES, C. E. & SCOTLAND, R. W. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. **Cladistics** **13**: 275-283.
- HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Illinois University Press, Urbana. 286 pp.
- HULL, F. M. 1965. Notes and Descriptions of Bombyliidae (Diptera). **Entomological News** **76**: 95-97.
- _____. 1973. The bee flies of the world. The genera of the family Bombyliidae. **Bulletin of the United States National Museum** **286**: 3-687.
- 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.
- LAMAS, C. J. E. & RODRIGUES, P. F. M. 2013. Review of *Cyrtomyia* Bigot (Diptera, Bombyliidae, Ecliminae) with a key to the Neotropical genera of Ecliminae and *Cyrtomyia* species. **Papeis Avulsos de Zoologia** **53**(7): 87-97.

- LAMBKIN, C. L.; YEATES, D. K. & GREATHEAD, D. J. 2003. An evolutionary radiation of beeflies in semi-arid Australia: systematics of the Exoprosopini (Diptera: Bombyliidae). **Invertebrate Systematics** **17**: 735-891.
- LEE, D & BRYANT, H. N. 1999. A reconsideration of the coding of inapplicable characters: assumptions and problems. **Cladistics** **15**: 373-378.
- MADDISON, W. P. 1993. Missing data versus missing character in phylogenetic analysis. **Systematic Biology** **42** (4): 576-581.
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. 2011. Mesquite: a Modular System for Evolutionary Analysis. Version 2.75. Disponível em <<http://mesquiteproject.org>>.
- NIXON, K. C. 2002. **WinClada ver. 1.00.08**. Publicado pelo autor. Ithaca, New York. Disponível em <<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod>>.
- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. 1993. On outgroups. **Cladistics** **9**: 413-426.
- PLATNICK, N. I.; GRISWOLD, C. E. & CODDINGTON, J. A. 1991. On missing entries in cladistic analysis. **Cladistics** **7**: 337-343.
- PLEIJEL, F. 1995. On character coding for phylogeny reconstruction. **Cladistics** **11**: 309-315.
- RODRIGUES, P. F. M. & LAMAS, C. J. E. 2013. A Revision of the World genus *Lepidophora* Westwood, 1835 (Diptera, Bombyliidae, Ecliminae) with a key to the species. **Zootaxa** **3682**(1): 1-44.
- SCHUH, R. T. 2000. **Biological Systematics: Principles and Applications**. Cornell University Press, New York. 236 pp.
- SCOTLAND, R. & PENNINGTON, R. T. 2000. Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis. **The Systematic Association Special Volume Series** **58**. Taylor & Francis, London and New York. 217 pp.
- SERENO, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics** **23**: 1-23.
- STRONG, E. E. & LIPSCOMB, D. 1999. Character coding and innaplicable data. **Cladistics** **15**: 363-371.
- SWOFFORD, D. L. & MADDISON, W. P. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. **Mathematical Biosciences** **87**: 199-229.
- THOMPSON, F. C. 2008. The Diptera site. The biosystematics databases of world Diptera. Nomenclator status statistics. Version 10.5. <http://www.sel.barc.usda.gov/diptera/names/status/bdwdstart.htm>.

WIENS, J. J. 1998. Polymorphism in Systematics and Comparative Biology. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **30**: 327-62.

WILEY, E. O. & LIEBERMAN, B. S. 2011. **Phylogenetics, Theory and Practice of Phylogenetic Systematics**. Hoboken, New Jersey. Wiley-Blackwell. 414p.

YEATES, D. K. 1992. Why remove autapomorphies? **Cladistics** **8(4)**: 387-389.

_____. 1994. The cladistics and classification of the Bombyliidae (Diptera: Asiloidea). **Bulletin of the American Museum of Natural History** **219**: 1-191.