

Ángela Sabrina Márquez Acero

**Revisão taxonômica e análise cladística de
Ligyra s.l. (Diptera, Bombyliidae, Anthracinae,
Exoprosopini) com ênfase na fauna do Novo
Mundo**

São Paulo,

2015

Ángela Sabrina Márquez Acero

**Revisão taxonômica e análise cladística de
Ligyra s.l. (Diptera, Bombyliidae, Anthracinae,
Exoprosopini) com ênfase na fauna do Novo
Mundo**

Dissertação apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Sistemática,
Taxonomia Animal e Biodiversidade do
Museu de Zoologia da Universidade de
São Paulo para a obtenção do Título de
Mestre em Ciências

Orientador: Carlos José Einicker Lamas

São Paulo,
2015

Não autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico.

I do not authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any means electronic or conventional.

Ficha Catalográfica

Márquez-Acero, Ángela Sabrina

Revisão taxonômica e análise cladística de *Ligyra s.l.* (Diptera, Bombyliidae, Anthracinae, Exoprosopini) com ênfase na fauna do Novo Mundo. – São Paulo, SP: 2015.

165 fls.

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para a obtenção do Título de Mestre em Ciências

1. Bombyliidae – análise cladística.
2. Bombyliidae – revisão taxonômica.
3. Newman, 1841 I. Lamas, Carlos José Einicker, orient. II. Título.

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição _____

Julgamento _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____ Instituição _____

Julgamento _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____ Instituição _____

Julgamento _____ Assinatura _____

**A mis madres
y a mi compañero de vida**

Resumo

Bombyliidae é uma das maiores famílias de Diptera com mais de 4822 espécies descritas ao redor do mundo, divididas em 16 subfamílias e 18 tribos. A tribo Exoprosopini dividem-se em 11 gêneros, dos quais *Exoprosopa* e *Ligyra* tem distribuição cosmopolita. O gênero *Ligyra* Newman *s.l.* objeto deste estudo, possui 109 espécies, das quais 20 têm sido descritas no Novo Mundo. Uma revisão taxonômica das espécies neárticas e neotropicais de *Ligyra* é feita no presente estudo, incluindo redescritões e registros fotográficos das mesmas. Após a revisão taxonômica, quatro espécies foram sinonimizadas (*L. fenestella* *syn. nov.* e *L. maracaensis* *syn. nov.* são consideradas sinônimos júnior de *Gen. nov. harpyia*; *L. guerinii* *syn. nov.* foi considerado sinônimo júnior de *Gen. nov. latreilli*; *L. klugii* *syn. nov.* foi considerado sinônimo júnior de *Gen. nov. proserpina* e a subespécie *Ligyra cerberus trifigurata* foi considerada sinônimo júnior de *Gen. nov. cerberus*). Uma chave para identificação destas espécies, baseada em caracteres morfológicos diagnósticos, de fácil observação, também é apresentada. Além da revisão taxonômica uma análise cladística de *Ligyra* no Novo Mundo foi feita a fim de testar se essas espécies, que atualmente estão incluídas no gênero, pertencem, de fato, a este grupo ou se precisam ser realocadas em algum outro gênero de Exoprosopini ou ainda em um novo gênero. Para tal, neste estudo foi utilizada uma matriz de caracteres morfológicos disponível em literatura, que já vem sendo utilizada para inferir a filogenia dos Exoprosopini. A análise cladística contou com 92 táxons terminais e 207 caracteres morfológicos obtendo-se como resultado, após análise com algoritmos de novas tecnologias a partir do software TNT, 12 árvores mais parcimoniosas cujo consenso estrito possui $L=3089$, CI: 15 e RI: 49. Os resultados apontam que *Ligyra s.l.* forma um grupo monofilético composto pelos gêneros: *Ligyra s. str.* (spp. Australianas), *Euligyra* (spp. Afrotropicais) e *Gênero novo* (spp. do Novo Mundo). As espécies de *Ligyra s.l.* no Novo Mundo foram realocadas em um gênero novo suportado por uma sinapomorfia e quatro homoplasias.

Palavras-chaves: Bombyliidae; Exoprosopini; *Ligyra*; Revisão taxonômica; Análise Cladística; Novo Mundo.

Abstract

Bombyliidae is one of the largest families of Diptera with more than 4800 species, known worldwide, divided in 16 subfamilies and 18 tribes. The tribe Exoprosopini is divided into 11 genera, of which *Exoprosopa* Macquart and *Ligyra* Newman has cosmopolitan distribution. The genus *Ligyra s.l.*, main subject of this study, has 109 species, of which 20 were described to the New World. A taxonomic review of the Nearctic and Neotropical species of *Ligyra* is implemented in this study, including redescription and photographic records of them. After the taxonomic review, four species were synonymized (*L. fenestella syn. nov.* and *L. maracaensis syn. nov.* are considered junior synonym of *Gen. nov. harpyia*; *L. guerinii syn. nov.* is considered junior synonym of *Gen. nov. latreilli*; *L. klugii syn. nov.* is considered junior synonym of *Gen. nov. proserpina* and the subspecies *Ligyra Cerberus trifygurata* is considered junior synonym of *Gen. nov. cerberus*). An identification key for these species, based on morphological diagnostic characters, easily seen, is also presented. Besides the taxonomic revision a cladistics analysis of the New World's *Ligyra* is implemented in order to test whether these species, which are currently included in the genus, belong, in fact, to this group or if they need to be relocated at some other genus of Exoprosopini or even to a new genus. For this purpose, we used a matrix of morphological characters available in the literature, which is already being used to infer the phylogeny of Exoprosopini. The cladistic analysis included 92 terminal taxa and 207 morphological characters. After analysis with algorithms of new technologies from the software TNT, 12 more parsimonious trees, whose strict consensus has L = 3089, CI 15 and RI: 49, are obtained. The results show that *Ligyra s.l.* constitutes a monophyletic group composed by the following genera: *Ligyra s. str.* (Australian spp.), *Euligyra* (Afrotropical spp.) and *New Genus* (New World spp.). The species of *Ligyra s.l.* in the New World are relocated into a new genus, which monophyly is supported by one synapomorphy and four homoplasies.

Keywords: Bombyliidae; Exoprosopini; *Ligyra*; Taxonomic review; Cladistic Analysis; New World.

1. Introdução

1.1. Aspectos gerais da Família Bombyliidae Latreille, 1802

Diptera é uma das ordens de maior diversidade entre os Insecta possuindo cerca de 156.000 espécies descritas e provavelmente um número similar de espécies ainda não descritas (Yeates & Wiegmann, 2005; Evenhuis *et al.*, 2008). Muitos dos seus grupos possuem grande importância econômica e na pesquisa científica de áreas fundamentais para a atividade humana, tais como a agricultura, veterinária, medicina, ecologia, genética e ainda, são fundamentais na compreensão de processos evolutivos. Todos esses aspectos têm gerado muito interesse em estudos filogenéticos do grupo, tanto na subordem Nematocera, quanto Brachycera. Para esta última, as relações entre seus grupos apresentam-se mais estáveis e melhor suportadas (Yeates & Wiegman, 1999).

A família Bombyliidae é uma das maiores da subordem Brachycera com quase 4.500 espécies conhecidas (Evenhuis & Greathead, 1999), distribuídas em aproximadamente todas as regiões biogeográficas do planeta, excetuando à Antártica e várias ilhas da Oceania, embora sendo mais abundantes nas regiões temperadas (McAlpine, 1981). Encontram-se comumente em regiões áridas e semiáridas, sendo a família com maior representatividade nas regiões desérticas do planeta (Hull, 1973).

Os Bombyliidae são insetos predominantemente heliófilos, os machos se alimentam de néctar e as fêmeas de néctar e pólen, item da dieta que é indispensável para o desenvolvimento dos óvulos, por conseguinte, são importantes polinizadores de uma grande variedade de 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, diretamente, da preservação de seus bombilídeos polinizadores (Evenhuis & Greathead, 1999).

Os estágios imaturos apresentam hábitos predadores, parasitoides ou hiperparasitoides de ovos e estágios imaturos de insetos, pelo que são pouco conhecidos, principalmente devido à dificuldade de serem coletados e criados em laboratório. Entre os hospedeiros se encontram indivíduos das ordens Neuroptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera e Diptera, sendo constatado seu uso potencial no controle biológico de pragas, o que já foi estudado em alguns grupos parasitas ou predadores de insetos economicamente importantes (Evenhuis & Greathead, 1999).

Os Bombyliidae desenvolveram convergências com algumas espécies de abelhas e vespas, com as quais se mimetizam (Evenhuis & Greathead, 1999). Apresentam uma ampla variação de tamanhos e formas, desde alguns *Exoprosopa* com envergadura das asas atingindo mais de 60 mm, até os *Apolysis* que podem ser menores que 1,5mm de comprimento. Os adultos da maioria das espécies apresentam asas grandes em proporção ao corpo (Hull, 1973), tornando-os voadores ágeis e poderosos, concorrendo com as moscas da família Syrphidae nas habilidades de pairar e se mover em todas as direções enquanto voam (Evenhuis & Greathead, 1999).

As características diagnósticas são: longa probóscide e padrão de cerdas e escamas coloridas. Antenas com um ou dois estilomeros, normalmente apresentando um estilo. As pernas são longas e esguias, as asas apresentam uma ramificação na veia R_{4+5} e quatro células posteriores, pois não possuem a célula m_3 (Greathead *et. al.*, 2009). A monofilia de Bombyliidae é suportada por seis sinapomorfias: a presença de apódemas occipitais; apódema da gonocoxa reduzido; apódema ejaculatório comprimido lateralmente; e a presença de uma complexa bomba de esperma (Yeates, 1994).

Atualmente os Bombyliidae são divididos em 16 subfamílias e 18 tribos, assim distribuídas: Oligodraninae, Usinae (Apolysini e Usiini), Phthiriinae (Phthiriini e Poecilognathini), Toxophorinae (Gerontini, Systropodini e Toxophorini), Heterotropinae, Bombyliinae (Acrophthalmydini, Bombyliini e Conophini), Ecliminae, Crocidinae, Mariobezziniae, Xenoprosopinae, Oniromyiinae, Cythereinae, Lomatiinae (Lomatiini e Peringueyimyini), Antoniinae, Tomomyzinae e Anthracinae (Anthracini,

Aphoebantini, Exoprosopini, Prorostomatini, Villini, Villoestrini e Xeramoebini) (Evenhuis & Greathead, 1999).

1.2. A Subfamília Anthracinae e a Tribo Exoprosopini

Mais da metade das aproximadamente 4.500 espécies de Bombyliidae, descritas ao redor do mundo, pertencem à subfamília Anthracinae e a maioria da diversidade global da subfamília, está representada em três tribos cosmopolitas: Villini, Anthracini e Exoprosopini (Lambkin & Yeates, 2003), com (659 spp.) descritas para Exoprosopini (Evenhuis & Greathead, 1999). A subfamília pode ser distinguida pela forma característica do epifálo, apresentando um lóbo acima do edeago, caráter que suporta a monofilia do grupo analisada em vários estudos (Yeates, 1994; Lambkin *et al.*, 2003; Lambkin & Yeates 2003).

Os Exoprosopini são moscas de tamanho grande e aparência diversa, usualmente apresentando asas hialinas com manchas castanho escuras formando padrões e com o corpo coberto de escamas coloridas, com diferentes padrões de listras de cores contrastantes, brilhantes ou metalizadas (Lambkin *et al.*, 2003). Da mesma forma que os demais adultos pertencentes à família Bombyliidae, os integrantes da tribo Exoprosopini cumprem seu papel como polinizadores e seus estados imaturos são ectoparasitos de Neuroptera, Coleoptera, Lepidoptera e Hymenoptera (Evenhuis & Greathead, 1999). Embora, existam alguns estudos, como por exemplo, o trabalho de du Merle, (1975) que descreveu as larvas de *Exoprosopa* Macquart como hiperparasitóides, ou a descrição e ilustração do ciclo de vida de *Ligyra satyrus* (Fabricius) feita por Yeates *et al.*, (1999) esse tipo de estudo, envolvendo os estágios imaturos, ainda são escassos.

Em um estudo detalhado sobre a família Bombyliidae desenvolvido por Becker (1913), foram descritas 15 subfamílias no grupo, incluindo a Exoprosopinae. Esta se tornou a maior subfamília de Bombyliidae, contendo, entre outros, os especiosos gêneros *Exoprosopa* (341 spp.) e *Villa* Lioy (266 spp.) (Lambkin *et al.*, 2003). Já, Hull (1973) apresentou proposta que dividia a subfamília Exoprosopinae em três tribos:

Exoprosopini, Villini e Villoestrini. Os Exoprosopini foram caracterizados por possuir garra tarsal com um “dente basal”, pela presença de articulação entre o pós-pedicelo antenal e o bem desenvolvido estilomero basal; e, ainda, pelo posicionamento do tubérculo ocelar diante do vértice; porém, Hull (1973) salientou que esses caracteres não eram completamente confiáveis para separar os Villini dos Exoprosopini, sempre que algumas poucas espécies de Villini possuem alguns dos caracteres diagnósticos de Exoprosopine. Portanto, ele propôs a delimitação da Tribo Villini baseado em quatro caracteres que poderiam delimitá-la e colocou na base os gêneros *Atrichochira* e *Pseudopenthes*.

Exoprosopinae foi reduzida para o nível de Tribo, dentro de Anthracinae por Bowden (1980), que incluía a Villini e Villoestrini no Exoprosopini. Yeates, (1994) foi o primeiro autor a propor uma hipótese filogenética para Bombyliidae com base em análise cladística. Assim sendo, este trabalho representa um marco no estudo da família, possibilitando que as diversas propostas intuitivas que, até então, haviam sido publicadas, pudessem ser testadas. Os resultados apontaram a separação de Anthracinae em seis tribos: Anthracini, Exoprosopini, Villini (incluindo Villoestrini), Aphoebantini, Prorostomatini, e Xeramoebini. A análise de Yeates foi deliberadamente enviesada para fora de Anthracinae, a maior das subfamílias, em um esforço para detectar relações entre todas as subfamílias (Lambkin *et al.*, 2003).

Os Anthracinae podem ser separados dos demais Bombyliidae, como Hull (1973) propôs, pela forma do epifálo, que neste grupo possui um grande lobo acima do edeago. A principal sinapomorfia de Anthracini é a presença de um círculo de pelos ao redor do ápice do flagelo. Sobre os chamados “dentes basais” das unhas tarsais, que vinham sendo utilizados por diversos autores para diagnosticar membros da tribo Exoprosopini, Yates (1994) propôs que a estrutura não seria um dente das unhas, mas sim o pulvinulo que estaria, na referida tribo, reduzidos e em forma de cone.

A separação entre Exoprosopini e Villini feita por Hull (1973) se suporta em vários caracteres, incluindo a basicosta em forma de espinho, a redução das unhas e pulvinulos anteriores, e o oitavo esternito das fêmeas que possuem formato de uma folha côncava delimitando a câmara de areia. Um estudo recente adiantado por

Lambkin & Yeates (2003), que combina dados moleculares (ADNmt 16s) e morfológicos para analisar as relações entre as Tribos de Anthracinae na Austrália, concluiu que as Tribos não conformam um grupo monofilético, colocando a *Pseudopenthes* e *Atrichochira* fora do Exoprosopini, formando uma nova Tribo, colocando outra vez a evidencia das instáveis relações entre os grupos. Mas essa reorganização não se considerou, já que no mesmo ano 2003, os autores publicaram a análise cladística baseada em caracteres morfológicos demonstrando que a separação da Tribo era prematura e se precisariam de, mas estudos para realizá-la, por enquanto, se têm mantido, até a actualidade, as relações entre as tribos de Anthracinae confirmadas por Yeates (1994).

1.3. Gênero *Ligyra* Newman, 1841

Dentro de Exoprosopini se encontra o gênero *Ligyra* Newman (1841) erigiu o gênero para incluir uma única espécie, *Anthrax bombyliiformis* MacLeay, 1826, que por monotipia, tornou-se a espécie-tipo, mas não realizou a descrição da espécie. Só até que Paramonov (1967) realizou a revisão das espécies australianas de *Ligyra*, confirmou-se *A. bombyliiformis* como a espécie-tipo do gênero, provera-se uma descrição formal e designou-se um neótipo.

Segundo Bowden (1970), o nome *Ligyra* tem sido utilizado como uma designação genérica para todas as espécies de Exoprosopini com quatro ou cinco células submarginais na asa, formadas pela presença de uma ou mais veias inter-radiais entre R_{2+3} , R_4 e R_5 . Esta venação tem sido utilizada como principal caráter diagnóstico para definir o gênero sem nenhuma significância monofilética. Esse caráter foi descrito por Yeates (1994) como “superficial”.

Ligyra é, de fato, um grupo heterogêneo com um amplo número de espécies que não são facilmente distinguíveis de outras espécies do gênero *Exoprosopa* Macquart. Seguindo a proposta de unir no gênero todas as espécies com quatro células submarginais, sinonimizaram-se em *Ligyra* varias espécies com caracteres diversos. Tal é o caso de *Paranthracina* Paramonov, 1933, uma espécie africana com

asas fortemente enfumaçadas, densa pilosidade e escamas altamente reflexivas na cabeça e terminália masculina distinta que foi sinonimizada com *Ligyra*. Igualmente o autor, esgrime as diferenças com *Velocia* Coquillete, 1886 (pré-ocupado por *Velocia* Robineau-Desvoidy, 1863) de cuja espécie-tipo, *Anthrax cerberus* difere de *Ligyra* na estrutura da antena, pernas, terminália masculina, certas características do padrão de coloração da asa e de revestimento abdominal; diferenças que fazem com que o autor sugira revisar as outras espécies neotropicais e neárticas para definir seu estado genérico.

Atualmente o gênero cosmopolita *Ligyra s.l.* está representado por 109 spp., distribuídas da seguinte forma: Na região Afrotropical, 23 spp., Paleártica, 14 spp., Oriental, 38 spp., Australiana, 34 spp., Neártica, 9 spp., Neotropical, 20 spp. (Evenhuis & Greathead, 1999) e uma subespécie (Painter & Painter, 1974). Embora, uma alta porcentagem dos Bombílicos *habitem* em áreas áridas e representem uma alta diversidade em esses ambientes, algumas das espécies de *Ligyra* preferem as latitudes tropicais, pelo qual tem grande potencial de serem indicadores de biodiversidade em essas regiões (Evenhuis & Greathead, 1999).

As espécies do Novo Mundo estão distribuídas segundo Evenhuis & Greathead (1999) nas duas regiões, mas principalmente ao longo do Neotrópico com 19 spp., das quais, 9 spp. tem-se reportado, também no Neártico, excetuando *L. dido* (Osten-Sacken, 1886) que tem sido a única registrada exclusivamente na região Neártica.

Painter & Painter (1968) estabelecem a *Hyperalonia* Rondani como um táxon neotropical válido, removendo este da sinonímia com *Ligyra*. Em 1969, foram descritas pelos mesmos autores, as espécies, *L. alacer* Painter, 1969 e *L. evansi* Painter, 1969.

A maioria das espécies do Novo Mundo foram redescritas por Painter & Painter (1974): *L. bizona* (Walker, 1850); *L. cerberus* (Fabricius, 1794) e a subespécie, *L. cerberus trifigurata* (Walker, 1860); *L. fenestella* (Wiedemann, 1828); *L. fenestralis* (Wiedemann, 1830); *L. flavosparsa* (Bigot, 1892); *L. guerinii* (Macquart, 1846); *L. harpyia* (Wiedemann, 1828); *L. hela* (Erichson, 1848); *L. klugii* (Wiedemann, 1830); *L. latreillii* (Wiedemann, 1830); *L. prometheus* (Macquart, 1855); *L. proserpina* (Wiedemann, 1828) e *L. stymphalis* (Wiedemann, 1828). Excetuando *L. dido* (Osten-

Sacken, 1886); *L. gazophylax* (Loew, 1869); *L. orcus* (Walker, 1849) e *L. pilatei* (Macquart, 1846). A mais recente espécie descrita para o Novo Mundo foi a Neotropical, *L. maracaensis* Lamas & Couri, 1995.

Em um estudo recente de Lambkin *et al.* (2003) foi implementada uma análise cladística dos Exoprosopini do Mundo. Como resultado, foram propostos seis grupos dentro de Exoprosopini: 1) Um grupo basal, composto por espécies, previamente incluídas em Exoprosopa, definidas pelo nome *Defilippia* Lioy; 2) O grupo que contém a *Heteralonia* Rondani, *Atrichochira*, *Micomitra* Bowden, *Pseudopenthes*, e *Diatropomma* Bowden; 3) O grupo parafilético composto por *Pterobates* Bezzi e *Exoprosopa*, incluindo a espécie Australiana *Ex. sylvana* (Fabricius); 4) *Euligyra*, *Litorhina* Bezzi e *Hyperalonia* Rondani; 5) *Ligyra sensu stricto*; 6) e o grupo de gêneros, *Balaana*.

O gênero *Ligyra s.l.* se mostrou polifilético, estando suas espécies incluídas em dois clados bem separados. Todas as espécies afrotropicais de *Ligyra* reuniram-se em um clado que foi proposto como gênero *Euligyra* Lambkin, incluindo as seguintes espécies: *Eu. enderleini* (Paramonov), *Eu. Mars* (Bezzi), *Eu. monacha* (Klug), *Eu. paris* (Bezzi) e *Eu. sisyphus* (Fabricius), que integram um grupo estreitamente relacionado com os gêneros *Hyperalonia* e *Litorhina* Bowden. O outro clado contempla quatro das espécies Australianas de *Ligyra s. str.*, representadas no estudo por: *L. bombylifformis* (Macleay), *L. punctipennis* (Macquart), *L. sinuatifascia* (Macquart) e *L. satyrus* (Fabricius), esta última se apresenta também na região Oriental. A espécie *Hyperalonia morio* (Fabricius) foi a única representante de um gênero neotropical incluída naquele estudo. Os resultados sugeriram que *Hyperalonia* e *Euligyra* apresentam surgimento pretérito em relação aos *Ligyra s. str.* Estes dois gêneros *Euligyra* e *Ligyra s. str.*, se diferenciam pela profunda depressão foveal localizada posteriormente ao triângulo ocelar, pela presença de uma M_1 sinuosa, pela posição paralela de m-m em relação a margem da asa, pela maior largura da célula anal e pelo epifálo sem lobos lateroapicais (Lambkin *et al.*, 2003).

Infortunadamente, o estudo de Lambkin *et al.* (2003) só incluiu como táxons terminais da análise, algumas espécies do gênero presentes na Austrália e África,

deixando uma lacuna a ser preenchida em relação às espécies do Novo Mundo, onde se encontram um grupo distinto de espécies do gênero com alta diversificação, especialmente na região Neotropical (Evenhuis & Greathead, 1999). Para isso, esta fauna precisa ser examinada para que se possa determinar se pertencem a *Ligyra* s. str., *EuLigyra*, *Hyperalonia*, ou a um novo gênero.

6. Conclusões

Com base na revisão taxonômica do gênero *Ligyra s.l.*, com ênfase na fauna do Novo Mundo, e análise cladística das espécies realizadas neste estudo, obteve-se as seguintes conclusões:

- Um gênero novo foi proposto para acolher as espécies de *Ligyra s.l.* do Novo Mundo já que a monofilia do grupo é bem suportada por um caráter sinapomórfico (revestimento do escutelo não reflexivo) e quatro homoplasias. As relações dentro do gênero apresentam dois clados bem suportados. Um clado contendo as espécies ((*Gen. nov. fenestralis* + *Gen. nov. latreillii*) (*Gen. nov. bizona* + *Gen. nov. stymphalis*)) e outro contendo as espécies ((*Gen. nov. alacer* + *Gen. nov. evansi*) (*Gen. nov. proserpina* (*Gen. nov. pilatei* + *Gen. nov. gazophylax* (*Gen. nov. hela* + *Gen. nov. orcus*))))). A espécie *Gen. nov. dido* é a mais basal do gênero, embora as espécies *Gen. nov. harpyia* e *Gen. nov. cerberus* também sejam basais em relação aos outros dois clados.
- São propostas as seguintes sinonímias por não encontrar diferenças nas series-tipo das espécies revisadas: *L. fenestella syn. nov.* e *L. maracaensis syn. nov.* são consideradas sinônimos júnior de *Gen. nov. harpyia*; *L. guerinii syn. nov.* foi considerado sinônimo júnior de *Gen. nov. latreilli*; *L. klugii syn. nov.* foi considerado sinônimo júnior de *Gen. nov. proserpina* e a subespécie *Ligyra cerberus trifigurata* foi considerada sinônimo júnior de *Gen. nov. cerberus*. Também foram propostas novas combinações das 14 espécies de *Ligyra s.l.* incluídas no gênero novo proposto.
- O grupo *Ligyra s.l.* composto pelos clados: *Ligyra s. str.* (spp. Australianas) + *Euligyra* (spp. Afrotropicais) + spp. de *Ligyra* do Novo Mundo, é um cladomonofilético bem suportado pelo seguinte caráter sinapomórfico:

presença da veia interradial i-r₂, que começa na veia R₄ até a R₅, gerando uma quarta célula submarginal, e por outros seis caracteres homoplásticos.

- As relações internas de *Ligyra* s. str. não puderam ser claramente estabelecidas, uma vez que apenas o clado *L. bombyliformis*+ *L. punctipennis* estabeleceram um grupo bem suportado que mantém o nome do gênero; porém as outras duas espécies de *Ligyra* s. str. (*L. sinuatifascia* e *L. satyrus*) apareceram posicionadas fora deste clado, basalmente ao grupo composto pelos gêneros *Euligyra* e *Gênero novo*.
- A monofilia do gênero *Euligyra*, proposta por Lambkin *et. al.* (2003), foi corroborada e aparece suportada, no presente estudo, por quatro homoplasias. A espécie *Hyperalonia morio*, exclusivamente neotropical, posicionou-se dentro do clado de *Euligyra*. Tal fato sugere a proposição de sinonímia entre *Hyperalonia* e *Euligyra*, entretanto esta decisão taxonômica ainda não foi tomada até que um número maior de espécies e de exemplares destes dois gêneros sejam incluídos na análise.
- Apesar do elevado número de homoplasias obtidas na análise cladística, a maior parte delas mostrou-se informativa, suportando diversos clados. Porém, é preciso realizar novos estudos anatômicos, utilizando um maior número de espécies incluídas no grupo *Ligyra* s.l. para que se possa propor, com maior certeza, os limites e composição dos gêneros.

4. Referências bibliográficas

- Arnett-Jr. R.H.; Samuelson, G.A.; Nishida, G.M. 1993. *The insect and spider collections of the world*. Sandhill Crane Press, Inc., 2nd edition, Gainesville.vi + 310 pp.
- Bigot, J. M. F. (1892). Diptères nouveaux ou peu connus. 37e partie. XLVI Bombyliidi(mihi) 1re partie. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 61: 321–76.
- Bowden, J. (1971). Notes on the genus *Ligyra* Newman (Diptera: Bombyliidae) with descriptions of three new species from the New Guinea subregion. *J. Aust. Ent. Soc.*, 10: 5-12.
- Bowden, J. (1980). Family Bombyliidae. In: *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. (Ed. R. Crosskey.) pp. 381–430. (British Museum of Natural History): London, UK.
- Bremer K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295-304.
- Coquillett, D. W. (1886) The North American genera of Anthracina. *Can. Entomol.* 18: 157–59.
- du Merle, P. (1975). Les hôtes et les stades pré-imaginaux des Diptères Bombyliidae: revue bibliographique annotée. *Bulletin de la Section Regionale Ouest Palearctique (Organisation Internationale de Lutte Biologique)* 4, 1–289.
- Erichson, W. F. (1849). Diptera [parte]. Em: *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840–1844. Im Auftrag S.^r Majestät des Königs von Preussen ausgeführt von Richard Schomburgk. Nebst einer Fauna und Flora Guianas nach Vorlagen von Johannes Müller, Ehrenberg, Erichson, Klotzsch, Troschel, Cabanis und Andern. Mit Abbildungen und einer Karte von Britisch-Guiana aufgenommen von Sir Robert Schomburgk. (Schomburgk, R. M. ed.), Theil 3. "1848." J.J. Weber, Leipzig. viii + [i] + 531–1260 + [2] p.*
- Evenhuis, N. L. & D. J. Greathead (1999). World catalog of bee flies (Diptera: Bombyliidae). Backhuys Publishers, Leiden.
- Evenhuis, N. L. & D. J. Greathead (2003). World Catalog of Bee Flies (Diptera: Bombyliidae): Corrigenda and Addenda. *Zootaxa* 300: 1–64.
- Evenhuis, N. L.; Pape, T.; Pont, A. C.; Thompson, F. C. eds. (2008). Biosystematic Database of World Diptera, Version 10.5; <http://www.diptera.org/biosys.htm>.
- Fabricius, J. C. (1794). *Entomologia systematica emendate e taucta. Secundum classes, ordines, genera, species adjectissynonymis, locis, observationibus, descriptionibus*, 4, 1792.

- Farris, J. S. (1983). The logical basis of phylogenetic analysis. Em: *Advances in Cladistic, Proceedings of the Willi Hennig Society* Vol. 2. (Eds N. Platnick e V. A. Funk.) pp.7-36. Columbia University Press: Nova Iorque, EEUU.
- Goloboff P. (1999) Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics*, 15, 415-428.
- Goloboff P. & Farris J. S. (2001). Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, 17, S26–S34.
- Goloboff, P., Farris, J., & Nixon, K. C. (2007). TNT: Tree Analysis Using New Technology. Program and documentation, available from the authors. <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT/>
- Goloboff, P., Farris, J., & Nixon, K. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. Traduzido por: D. Dwight Davis e R. Zangerl. (University of Illinois Press: Urbana, IL, EEUU.)
- Hull, F. M. (1973). Beeflies of the World. The Genera of the Family Bombyliidae. *Bulletin of the United States National Museum* 286, 1–687.
- Jaenicke, J. F. (1867). Neue exotische Dipteren. *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges.* 6: 311–407.
- Knab, F. (1915). Some West Indian Diptera. *Insec. Inscit. Menstruus* 3: 46–50.
- Lamas, C. J. E. & Couri, M. S. (1995). A new species of *Ligyra* Newman from Roraima, Brazil (Diptera, Bombyliidae, Anthracinae). *Rev. Bras. Zool.* 12: 123–25.
- Lambkin, C. L. & Yeates, D. K. (2003). Combined morphological and molecular analysis of the Australian Anthracinae (Diptera: Bombyliidae). *Invertebrate Systematics*. 17, 161-184.
- Lambkin, C. L.; Yeates, D. K.; Greathead, D. J. (2003). An evolutionary radiation of beeflies in semi-arid of the Exoprosopini (Diptera: Bombyliidae). *Invertebrate systematic*. 17, 735–891.
- Loew, F. H. (1869c). Diptera Americae septentrionalis indigena. Centuria octava. *Berl.Entomol. Z.* 13: 1–52.

- MacLeay, W. S. (1826). Annulosa. Catalogue of insects, collected by Captain King, R.N., p. 438–69. Em: Appendix B. *Containing a list and description of the subjects of natural history collected during Captain King's survey of the intertropical and western coasts of Australia*, p. 408–565. Em: King, P.P., *Narrative of a survey of the intertropical and western coasts of Australia. Performed between the years 1818 and 1822. With an appendix, containing various subjects relating to hydrography and natural history*. Vol. II. J. Murray, London. viii + 637 p.
- Macquart, P. J. (1840). Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. Tome deuxième. —1re partie. N.E. Roret, Paris. P. 5–135.
- Macquart, P. J. (1846). Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. Supplément. N.E. Roret, Paris. P. 5–238.
- Macquart, P. J. (1848). Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. Suite du 2me supplément. *Mém. Soc. R. Sci. Agric. Arts*, Lille 1847 (2): 161–237.
- Macquart, P. J. (1855). Diptères exotiques nouveaux ou peu connus. 5me supplément. *Mém.Soc. Sci. Agric.*, Lille (2) 1: 25–156.
- Maddison, W. P. & Maddison D. R., (2015). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.03 <http://mesquiteproject.org>.
- McAlpine, J. F. (1981). Morphology and terminology-adults. [Chapter 2. 9-63]. Em: *Manual of Nearctic Diptera*. McAlpine J. F.; Peterson, B. V.; Shewell, G. E.; Teskey, H. J.; Vockeroth, J. R.; Wood, D. M. (eds.). Volume 1. Agriculture Canada. Monograph 27. 674pp.
- Newman, E. (1841). Entomological notes [parte]. *Entomologist* 1: 220–23.
- Nixon, K. C. (1999-2002). WinClada (BETA) Ver. 1.00.08. Ithaca, NY Published by the author. http://www.cladistics.com/about_winc.htm
- Osten Sacken, C. R. (1886). Diptera [parte]. Em: *Biologia Centrali-Americana*, Godman, F.D. & O. Salvin, eds., p. 73–104. Zoologia. Insecta. Diptera. Vol. 1. Taylor & Francis, London.
- Painter, R. H. & Painter E. M. (1968). A review of the genus *Hyperalonia* Rondani (Bombyliidae, Diptera) from South America. *Pap. Avulsos Zool.* 22: 107–21.
- Painter, R. H. & Painter E. M. (1969). New Exoprosopinae from Mexico and Central America (Diptera: Bombyliidae). *Jour. Kansas Ent. Soc.* 42: 5-34.
- Painter, R. H. & Painter E. M. (1974). Notes on, and redescrptions of, types of South American Bombyliidae (Diptera) in European and United States museums. *Res. Publ. Kansas State Univ. Expt. Sta.* 168: 1; 322.

- Paramonov, S. J. (1931). Beiträge zur Monographie der Bombyliiden Gattungen *Amictus*, *Lyophaeaba* etc. (Diptera). Trudy Prirod.-Tekhnichn. Vidd. Ukr. Akad. Nauk 10: 1–218.
- Paramonov, S. J. (1933). Schwedisch-chinesische wissenschaftliche Expedition nach den nordwestlichen Provinzen Chinas, unter Leitung von Dr. Sven Hedin und Prof. Sü Ping-chang. Insekten gesammelt von schwedischen Ärzten der Expedition Dr. David Hummel 1927–1930. 9. Diptera. 1. Bombyliidae. *Ark. Zool.* 26A(4): 1–7.
- Paramonov, S. J. (1967). A review of the Australian species of *Ligyra* Newman (*Hyperalonia* olim) (Bombyliidae: Diptera). *Aust. J. Zool.* 15: 123–44.
- Walker, F. (1849). *List of the specimens of dipterous insects in the collection of the British Museum*. [Partes II–IV]. British Museum, London. P. 231–1172.
- Walker, F. (1850). Characters of undescribed Diptera in the British Museum. *Zoologist*, 8. (Appendix): xcv–xcix.
- Walker, F. (1860). Characters of undescribed Diptera in the collection of W.W. Saunders, Esq., F.R.S., & c. [part]. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* (2) 5: 268–96.
- Wiedemann, C. R. W. (1828). *Aussereuropäische zweiflügelige Insekten. Als Fortsetzung des Meigenschen Werkes*. Erster Theil. Schulz, Hamm. xxxii + 608 p.
- Wiedemann, C. R. W. (1830). *Aussereuropäische zweiflügelige Insekten. Als Fortsetzung des Meigenschen Werkes*. Zweiter Theil. Schulz, Hamm. xii + 684 p.
- Yeates, D.K. (1994). Cladistics and classification of the Bombyliidae (Diptera: Asiloidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 219, 1–191.
- Yeates, D. & Wiegmann, B. (1999). Congruence and controversy: toward a higher-level phylogeny of Diptera. *Annu. Rev. Entomol.* 44:397–428.
- Yeates, D. K.; Logan, D.; & Lambkin, C. L. (1999). Life history of *Ligyra satyrus* (Diptera: Bombyliidae). *Journal of the Australian Entomological Society*. 38: 300–304.
- Yeates, D. & Wiegmann, B. (2005). Phylogeny and evolution of Diptera: Recent insights and new perspectives. Pp. 14–44. In: *The Evolutionary Biology of Flies*. Yeates, D. & Wiegmann, B. (eds.). Columbia University Press, New York.