



ÁNGELA SABRINA  
MÁRQUEZ-ACERO

---

**Análise cladística da Tribo  
Exoprosopini Becker, 1913 (Diptera,  
Bombyliidae, Anthracinae) com ênfase  
na fauna Neotropical**

Cladistic analysis of the Tribe Exoprosopini  
Becker, 1913 (Diptera, Bombyliidae,  
Anthracinae) with emphasis on the Neotropical  
fauna

---

v. único

SÃO PAULO

2023

ÁNGELA SABRINA MÁRQUEZ-ACERO

**Análise cladística da Tribo Exoprosopini Becker,  
1913 (Diptera, Bombyliidae, Anthracinae) com  
ênfase na fauna Neotropical**

**Cladistic analysis of the Tribe Exoprosopini Becker, 1913  
(Diptera, Bombyliidae, Anthracinae) with emphasis on the  
Neotropical fauna**

v. único

Versão corrigida

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo em cumprimento parcial aos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ciências (Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade).

Orientador: Prof. Dr. Carlos José Einicker Lamas

**SÃO PAULO**

2023

## RESUMO

A tribo Exoprosopini contém aproximadamente 15% da fauna total da família Bombyliidae. Dentro da tribo, um dos gêneros mais numerosos é *Exoprosopa*. Esse gênero, que apresenta uma distribuição cosmopolita, contempla uma boa representação tanto da diversidade da tribo como também das suas difíceis relações filogenéticas. Conseqüentemente, as principais empreitadas para estabelecer a sistemática da tribo, têm passado por uma revisão especial desse e de outros gêneros especiosos. O trabalho aqui apresentado, dá continuidade a essa estratégia, através de uma revisão taxonômica dos gêneros *Exoprosopa* e *Hyperalonia* presentes no Novo Mundo e, além disso, inclui eles numa análise cladística que contém representantes de todos os gêneros da tribo Exoprosopini. Para tal, foi usada uma matriz de caracteres morfológicos disponível na literatura, que tem sido empregada para inferir a filogenia dos Exoprosopini. A análise cladística pelo método de máxima parcimônia contou com 116 táxons terminais e com 207 caracteres e foi feita no programa TNT usando os algoritmos de buscas conhecidos como novas tecnologias, implementados nesse software. Como resultado, duas árvores mais parcimoniosas foram obtidas. A árvore de consenso estrito possui L=3555, CI=13 e RI=51 e apresenta uma topologia na qual pode-se destacar o seguinte: Com exceção dos gêneros *Exoprosopa s.l.*, *Ligyra s.l.* e *Diatropomma*, todos os gêneros foram recuperados como monofiléticos; a fauna *Exoprosopa s.l.* do Novo Mundo forma um clado monofilético bem suportado e separado do resto dos *Exoprosopa*; posicionando-se junto de outros gêneros com distribuição Neo e Afrotropical, indicando assim, a necessidade de erigir um *Gênero novo* para realocar a fauna *Exoprosopa s.l.* do Novo Mundo; seis novas espécies foram descritas dentro do *Gênero novo*; *Hyperalonia* forma um grupo monofilético e situa-se como grupo irmão de *Nyia*, gênero exclusivo do Neotrópico; após a revisão taxonômica *Hy. morio erythrocephala stat.rev.*, teve seu status de espécie restabelecido e *Hy. morio morio sin. nov.* foi sinonimizada em *Hy. morio*.

Palavras -chave: Bombyliidae. Exoprosopini. Análise cladística. Taxonomia. Neotropical.

## ABSTRACT

The Exoprosopini tribe contains approximately 15% of the total fauna of the Bombyliidae family. Within the tribe, one of the most numerous genera is *Exoprosopa*. This genus, which has a cosmopolitan distribution, provides a good representation of both the diversity of the tribe and its difficult phylogenetic relationships. Consequently, the main efforts to establish the systematics of the tribe have undergone a special revision of this and other specious genera. The work presented here continues this strategy, through a taxonomic review of the genera *Exoprosopa* and *Hyperalonia* present in the New World and, in addition, includes them in a cladistic analysis that contains representatives of all genera of the Exoprosopini tribe. 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 by the maximum parsimony criterium had 116 terminal taxa, 207 characters and was performed in the TNT program using search algorithms implemented in this software known as new technologies. As a result, two more parsimonious trees were obtained. The strict consensus tree has L=3555, CI=13 and RI=51 and presents a topology in which the following stand out: With the exception of the genera *Exoprosopa s.l.*, *Ligyra s.l.* and *Diatropomma*, all genera were recovered as monophyletic; the *Exoprosopa s.l.* fauna of the New World forms a well-supported monophyletic clade separated from the rest of the *Exoprosopa*; positioning itself along with other genera with Neo and Afrotropical distribution, thus indicating the need to erect a new genus to relocate the *Exoprosopa s.l.* of the New World; six new species were described within the new genus; *Hyperalonia* forms a monophyletic group, sister to *Nyia*, an exclusive Neotropical genus; after the taxonomic review *Hy. morio erythrocephala* **stat.rev.**, had its species status restored and *Hy. morio morio* **sin. nov.** was synonymized in *Hy. morio*.

Keywords: Bombyliidae. Exoprosopini. Cladistic analysis. Taxonomy. Neotropical.

## 1. INTRODUÇÃO

A família Bombyliidae é uma das maiores de Diptera com quase 5.000 espécies conhecidas, compreendidas em 16 subfamílias e mais de 250 gêneros descritos (Evenhuis & Greathead, 2015; Li et al., 2021; Yeates, 1994). Distribuem-se em aproximadamente todas as regiões biogeográficas do planeta, excetuando a Antártida e algumas ilhas da Oceania, embora sejam mais abundantes nas regiões temperadas (McAlpine, 1981). Encontram-se comumente em regiões áridas e semiáridas, sendo uma das famílias de Diptera 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, o que faz deles 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 outros insetos, pelo que são pouco conhecidos, principalmente devido à dificuldade de serem coletados e criados em laboratório (Dindo & Grenier, 2023). Entre os hospedeiros se encontram indivíduos das ordens Neuroptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera e Diptera, sendo constatado seu uso potencial no controle biológico de pragas (Dindo & Grenier, 2023; El-Hawagry & Al Dhafer, 2019), o que já foi estudado em alguns grupos parasitas ou predadores de insetos economicamente importantes (Evenhuis & Greathead, 2015).

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* Macquart ou *Palirika* Lambkin & Yeates com envergadura das asas atingindo de 65 mm, até os *Apolysis* Loew 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).

Dentre as características diagnósticas dos Bombyliidae encontram-se as seguintes: longa probóscide e padrão de setas e escamas coloridas; antenas com um ou dois estilômeros, normalmente apresentando um estilo; as pernas são longas e esguias e as asas apresentam uma ramificação na veia  $R_{4+5}$  e quatro células posteriores, pois não possuem a célula  $m_3$  (Greathead & Evenhuis, 2001). Entretanto, 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, Conophini), Ecliminae, Crocidinae, Mariobezzininae, Xenoprosopinae, Oniromyiinae, Cythereinae, Lomatiinae (Lomatiini e Peringueyimyini), Antoniinae, Tomomyzinae e Anthracinae (Anthracini, Aphoebantini, Exoprosopini, Prorostomatini, Villini, Villoestrini e Xeramoebini) (Evenhuis & Greathead, 1999).

### **1.1. Breve história taxonômica da subfamília Anthracinae**

Ao menos a metade da diversidade generica de Bombyliidae descrita ao redor do mundo, encontra-se nas subfamílias Bombyliinae e Anthracinae (Li et al., 2021). A maioria da diversidade global de Anthracinae está representada em três tribos cosmopolitas: Villini, Anthracini e Exoprosopini (Lambkin & Yeates, 2003). A subfamília pode ser distinguida pela forma característica do epifálo, apresentando um lóbo acima do edeago, caráter que suporta a monofilia do grupo e que tem sido analisada em vários estudos (Hull, 1973; Lambkin et al., 2003; Lambkin & Yeates, 2003; Yeates, 1994).

Em um trabalho detalhado sobre a família Bombyliidae desenvolvido por (Becker, 1913), foram descritas 15 subfamílias no grupo, incluindo a Exoprosopinae, que 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). Posteriormente, Hull (1973) apresentou

uma proposta que dividia a subfamília Exoprosopinae em três tribos: Exoprosopini, Villini e Villoestrini. Nesse estudo, os Exoprosopini foram caracterizados por possuir garra tarsal com um “dente basal”, formado pela presença de articulação entre o pós-pedicelo antenal e um estilômero basal bem desenvolvido; e, ainda, pelo posicionamento do tubérculo ocelar diante do vértice. Porém, o próprio Hull (1973) salientou que esses caracteres não eram completamente confiáveis para separar os Villini dos Exoprosopini, uma vez que algumas poucas espécies de Villini também possuem alguns dos caracteres diagnósticos de Exoprosopini. Portanto, ele propôs a delimitação da Tribo Villini baseado em quatro caracteres e considerou os gêneros *Atrichochira* e *Pseudopenthes* como sendo os mais basais da tribo.

Após o trabalho de Hull (1973), Bowden (1962) reduziu Exoprosopinae para o nível de tribo dentro de Anthracinae, subfamília onde incluiu também as tribos Villini e Villoestrini. Quase quinze anos depois, 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, tinham 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 do 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).

Com respeito aos limites taxonômicos entre as tribos, o próprio Yeates (1994) afirmou que a pesar da relação monofilética entre Exoprosopini, Villini e Anthracini, obtida como resultado da sua análise cladística, os limites e as relações entre as tribos apresentam grande incerteza. Em efeito, um estudo desenvolvido por (Lambkin & Yeates, 2003), combinando dados moleculares (ADNmt 16s) e morfológicos para analisar as relações entre as tribos de Anthracinae na Austrália, observaram que as tribos não formam grupos monofiléticos, colocando os gêneros *Pseudopenthes* e *Atrichochira* fora do Exoprosopini, formaram uma nova tribo, deixando outra vez evidente as instáveis relações entre os grupos. No entanto, dita reorganização acabou não sendo considerada, já que no mesmo ano 2003, os mesmos autores publicaram uma análise cladística baseada em caracteres morfológicos e concluíram que a separação da tribo Exoprosopini era prematura e que ainda eram necessários mais estudos para confirmá-la. Li et al. (2021), utilizando informação do transcriptoma e regiões ortólogas, recuperaram os gêneros *Pseudopenthes* e *Atrichochira* dentro da tribo Exoprosopini e

posicionaram as relações entre as tribos assim: Aphoebantini + ((Xeramoebini + Anthracini) + (Villini + Exoprosopini)); esse resultado corroborou as relações entre as tribos de Anthracinae que foram propostas originalmente por (Yeates, 1994).

## 1.2 A tribo Exoprosopini

Os Exoprosopini, que contam com aproximadamente 738 spp. descritas, 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 dos Exoprosopini, são ainda escassos. O mais recente estudo descritivo e taxonômico de um gênero de Exoprosopini foi feito para as espécies de *Defilippia* Lioy do Egito El-Hawagry (2016).

Boa parte da diversidade da tribo Exoprosopini está concentrada em três gêneros bastante especiosos: *Heteralonia* Rondani, *Exoprosopa* Macquart e *Ligyra* Newman (Ver Tabela 1.), sendo que os dois últimos, além de ter ampla distribuição, incluem grande parte das mudanças que têm sido propostas para toda a tribo. Por exemplo, o gênero *Ligyra* tem apresentado numerosas alterações na sua sistemática. Tradicionalmente esse gênero, diferencia-se de outros como *Exoprosopa* ou *Nyia* Márquez-Acero et. al. pela presença ou ausência na asa de uma ou mais veias inter-radiais entre  $R_{2+3}$ ,  $R_4$  e  $R_5$ , que formam três células submarginais em *Exoprosopa*, e quatro em *Ligyra* e *Nyia*. Esse único caráter tem sido utilizado para incluir grupos de espécies de forma indiscriminada dentro de *Ligyra*; um cenário que já tinha sido apontado por (Bowden, 1971), ao afirmar que esta venação tem sido utilizada como principal caráter diagnóstico para definir o gênero sem nenhuma implicação filogenética que possa assegurar a monofilia dos gêneros em questão; uma declaração que tem sido



confirmada em estudos filogenéticos posteriores como o de Lambkin et al. (2003) e o de Márquez-Acero et al. (2021).

**Tabela I.** Distribuição dos gêneros e das espécies da Tribo Exoprosopini Becker, 1913 (atualizada a partir de Evenhuis & Greathead, 2015)

|                                     | TAXON   | Distribuição (regiões biogeográficas) |    |    |    |    |    |    | total      |
|-------------------------------------|---|---------------------------------------|----|----|----|----|----|----|------------|
|                                     |   | AF                                    | PA | NE | NO | OR | AU | PI |            |
| 1                                   | <i>Atrichochira</i> Hesse, 1956                 | 2                                     |    |    |    |    | 2  |    | 4          |
| 2                                   | <i>Balaana</i> Lambkin & Yeates, 2003           | 3                                     | 4  |    |    |    | 5  |    | 10         |
| 3                                   | <i>Defilippia</i> Bezzi, 1921                   | 7                                     | 3  |    |    |    |    |    | 8          |
| 4                                   | <i>Diatropomma</i> Bowden, 1962                 | 2                                     |    |    |    |    |    |    | 2          |
| 5                                   | <i>Euligyra</i> Lambkin & Yeates, 2003          | 6                                     | 1  |    |    |    |    |    | 6          |
| 6                                   | <i>Exoprosopa</i> Macquart, 1840                | 172                                   | 64 | 65 | 28 | 14 | 3  | 1  | 335        |
| 7                                   | <i>Heteralonia</i> Rondani, 1863                | 72                                    | 51 |    |    | 33 | 1  |    | 143        |
| 8                                   | <i>Hyperalonia</i> Rondani, 1863                |                                       |    |    | 5  |    |    |    | 5          |
| 9                                   | <i>Larrpana</i> Lambkin & Yeates, 2003          |                                       |    |    |    |    | 4  |    | 4          |
| 10                                  | <i>Kapu</i> Lambkin & Yeates, 2004              |                                       |    |    |    |    | 4  |    | 4          |
| 11                                  | <i>Ligyra</i> Newman, 1841                      | 17                                    | 14 |    |    | 37 | 34 |    | 91         |
| 12                                  | <i>Litorhina</i> Bowden, 1975                   | 35                                    | 2  |    |    | 2  |    |    | 38         |
| 13                                  | <i>Micomitra</i> Bowden, 1964                   | 8                                     | 9  |    |    | 3  |    |    | 19         |
| 14                                  | <i>Muwarna</i> Lambkin & Yeates, 2003           |                                       |    |    |    |    | 2  |    | 2          |
| 15                                  | <i>Munjua</i> Lambkin & Yeates, 2003            |                                       |    |    |    |    | 4  |    | 4          |
| 16                                  | <i>Nyia</i> Márquez-Acero et al., 2021          |                                       |    | 9  | 19 |    |    |    | 20         |
| 17                                  | <i>Ngalki</i> Lambkin, 2011                     |                                       |    |    |    |    | 2  |    | 2          |
| 18                                  | <sup>1</sup> <i>Pachyanthrax</i> François, 1964 | 5                                     | 9  |    |    | 2  |    |    | 13         |
| 19                                  | <i>Palirika</i> Lambkin & Yeates, 2003          |                                       |    |    |    |    | 12 |    | 12         |
| 20                                  | <i>Pseudopenthes</i> Roberts, 1928              |                                       |    |    |    |    | 2  |    | 2          |
| 21                                  | <i>Pterobates</i> Bezzi, 1921                   | 1                                     | 4  |    |    | 2  | 1  |    | 6          |
| 22                                  | <i>Wurda</i> Lambkin & Yeates, 2003             |                                       |    |    |    |    | 8  |    | 8          |
| <b>No. total, spp. Exoprosopini</b> |   |                                       |    |    |    |    |    |    | <b>738</b> |

Assim como foi descrito para *Ligyra*, o gênero *Exoprosopa* também tem sido alvo de constantes mudanças, pois a partir de um conceito amplo de descrição morfológica, diversos grupos de espécies têm sido registrados como fazendo parte do gênero. Prova disso, é que *Exoprosopa* foi erigido em 1840 para incluir 41 espécies de Bombyliidae e desde então, foram

<sup>1</sup> O gênero *Pachyanthrax* François que fazia parte de Villini foi incluído dentro de Exoprosopini a partir dos resultados obtidos por (Li et al., 2021).

adicionadas muitas outras espécies no gênero até chegar nos números atuais, contemplando 335 espécies (Painter & Painter, 1974; Painter & Painter, 1969) (Veja tabela 1).

No entanto, a par do crescimento e diversificação do gênero, também tem sido feitos esforços por diferenciar grupos ou separá-los em novos gêneros. Tal é o caso do estudo realizado por Bezzi (1924) onde foram reconhecidos 11 subgêneros em *Exoprosopa* e, dentre estes, um subgênero nominal era ainda dividido em 12 grupos de espécies. Posteriormente, três desses grupos de espécies tiveram seu status elevado para gêneros: *Micomitra* Bowden, *Atrichochira* Hesse e *Pterobates* Bezzi. Também o subgênero *Heteralonia* Rondani recuperou seu status de gênero e quatro dos outros subgêneros foram incluídos dentro dele (Bowden, 1975). Além disso, o gênero *Pseudopenthes* Roberts foi erigido para incluir uma única espécie e os gêneros *Diatropoma* e *Lithorhina* foram descritos por (Bowden 1962). O gênero monotípico *Colossoptera* Hull, teve sua espécie combinada em *Heteralonia*, passando a ser seu sinônimo junior (Lambkin et al., 2003).

No trabalho de Lambkin et al. (2003), que pode ser considerado o mais abrangente para a tribo, *Exoprosopa* continuou a ser dividido, na tentativa de melhor definir os táxons, tendo sido erigidos seis gêneros novos para incluir antigas espécies de *Exoprosopa*: *Balaana*, *Kapu*, *Munjua*, *Ngalki*, *Palirika* e *Wurda*. No mesmo trabalho foi feita a proposta de dividir os Exoprosopini em seis grupos a saber: 1) Um grupo basal, composto por espécies, previamente incluídas em *Exoprosopa*, definidas pelo nome *Defilippia* Liroy; 2) Um grupo que contém *Heteralonia* Rondani, *Atrichochira*, *Micomitra* Bowden, *Pseudopenthes*, e *Diatropomma* Bowden; 3) Um grupo parafilético composto por *Pterobates* Bezzi e *Exoprosopa*, incluindo a espécie Australiana: *Exoprosopa sylvana* (Fabricius); 4) O grupo dos *Ligyra sensu stricto*; 5) O grupo de gêneros, *Balaana*; 6) e o grupo formado por espécies afrotropicais de *Euligyra*, junto com *Litorhina* Bezzi e *Hyperalonia* Rondani.

O estudo mais recente envolvendo representantes dos Exoprosopini foi feito por (Márquez-Acero et al., 2021). Nesse trabalho, foram incluídos na hipótese filogenética proposta por (Lambkin et al., 2003) as espécies do Novo Mundo de *Ligyra*. Como resultado, *Ligyra s.l.* sofreu grandes mudanças na sua taxonomia, sendo dividido em três gêneros: *Ligyra s. str.* contendo as espécies do velho mundo; *Nyia*, que incluiu as espécies do Novo Mundo; e *Euligyra* com as espécies afro-tropicais. Além das mudanças particulares no gênero *Ligyra s.l.*, a inclusão dessas espécies gerou modificações em outros grupos da tribo, como por exemplo a inclusão da espécie *Hyperalonia morio* dentro de *Euligyra* e de algumas espécies de

*Exoprosopa* dentro de outros clados, como no caso de *Ex. inaequalipes* Loew, 1852 e *Ex. punctulata* Macquart, 1840 que estavam relacionadas com *Litorhina* e próximas de *Euligyra* em (Lambkin et al., 2003) e passaram a estar parafiléticas com o resto dos *Exoprosopa* em (Márquez-Acero et al., 2021).

Finalmente, em relação ao gênero *Hyperalonia* Rondani (1863), e diferentemente do que tem sido considerado para *Exoprosopa* e *Ligyra*, sua distribuição está restrita exclusivamente à América do sul. *Hyperalonia*, atualmente é formado por cinco espécies e duas sub-espécies (Evenhuis & Greathead, 1999). Em 1968, Painter & Painter, fizeram uma redescrição do gênero, descreveram uma espécie nova (*Hy. atra*) e aportaram uma chave de identificação taxonômica. Couri & Lamas (1994) descreveram uma nova espécie para Brasil, *Hy. diminuta*. Apesar de que este gênero possui um número de espécies pequeno, quando comparado com *Exoprosopa* ou *Lygira*, compartilha com eles a incerteza sob seu posicionamento filogenético dentro dos Exoprosopini. Por exemplo, na análise de Lambkin et al. (2003) *Hyperalonia* apareceu junto com *Euligyra*, *Litorhina*, *Ex. inaequalipes* e *Ex. Punctulata*. Em Márquez-Acero et al. (2021) continua junto de *Euligyra*, porém mais próximo de *Nyia* e *Ligyra* do que de *Litorhina* ou *Exoprosopa*.

Esses últimos resultados não só deixam em evidência a instabilidade que ainda se apresenta nas relações de alguns grupos dentro da tribo Exoprosopini, como também apontam para a inclusão de um maior número de espécies como uma estratégia metodológica viável para resolver as relações filogenéticas da tribo. A referida estratégia adquire ainda mais relevância ao considerar-se que a fauna Neotropical continua a estar sub-representada na proposta filogenética atual dos Exoprosopini.

## 6. CONCLUSÕES

A partir da revisão taxonômica e das análises cladísticas implementadas, é possível concluir que:

- Com exceção dos gêneros *Exoprosopa s.l.*, *Diatropomma* e *Ligyra s.l.* todos os gêneros que compõem a tribo Exoprosopini se apresentam como clados monofiléticos no presente trabalho: *Defilippia*, *Pseudopenthes*, *Micomitra*, *Atrichochira*, *Heteralonia*, *Pterobates*, *Litorhina*, *Muwarna*, *Ngalki*, *Palirika*, *Kapu*, *Wurda*, *Balaana*, *Gênero novo*, *Euligyra*, *Hyperalonia* e *Nyia*
- O grupo de espécies de *Exoprosopa* com distribuição na região Neotropical, forma um clado monofilético, separado das demais espécies de *Exoprosopa*. Sendo assim, um novo gênero deverá ser erigido para alocar a fauna Neotropical de *Exoprosopa s.l.* O *Gênero novo* se apoia, em diferentes caracteres morfológicos como por exemplo o fêmur I sem pelos longos, a veia  $i-r_1$  distintamente sinuosa, comprida e bastante longa, a terminália masculina sem projeções e recurvada basalmente no epândrio; e a terminália feminina com espermatecas membranosas longas e simétricas.
- Três clados principais são observados dentro do *Gênero novo*, um clado mais basal conformado pelas espécies *Gen. nov. interrupta*, *Gen. nov. varicolor*, *Gen. nov. fuligosa* e *Gen. nov. leon*. Essas espécies apresentam características das terminálias masculinas que as diferenciam dos outros membros do gênero. Um segundo clado, que se mantém separado do resto principalmente por caracteres da terminália feminina, formado pelas espécies *Gen. nov. sp.n. 1*, *Gen. nov. panamensis*, *Gen. nov. hulli*, *Gen. nov. uruguayi*, *Gen. nov. castilla* e *Gen. nov. sp.n. 3*. O terceiro clado, mais derivado e conformado pelas espécies *Gen. nov. interrupta*, *Gen. nov. varicolor*, *Gen. nov. fuligosa* e *Gen. nov. leon* compartilham entre si caracteres específicos da terminália masculina.
- Embora o objetivo da presente pesquisa não foi propor hipóteses sobre a irradiação e diversificação dos Exoprosopini, nossos resultados permitem notar que o padrão de parentesco entre os gêneros das regiões tropicais de África (*Euligyra*) e América (*Hyperalonia*, *Nyia* e *Gen. novo*) é condicente com as hipóteses gondwânicas de irradiação propostas para os bombilideos (Bowden, 1971, Li et al., 2021).

- A análise cladística permitiu resolver o status filogenético do gênero *Hyperalonia*. O gênero se afirma como um clado independente de *Euligyra*, onde se encontrava nas hipóteses filogenéticas prévias, e se situa como grupo irmão de *Nyia*, outro gênero de distribuição exclusiva do Neotrópico. A revisão taxonômica das séries tipo junto das análises cladísticas mostraram que *Hyperalonia morio morio* não é uma espécie diferente, portanto, é aqui considerada como sinônimo junior de *Hy. morio sin. nov.* Por sua vez, *Hyperalonia morio erythrocephala* diferenciou-se de *Hy. morio*, passando a ter seu estatus resabelecido como *Hy. erythrocephala stat.rev.*
- A análise cladística que foi apresentada permite concluir que até o momento, toda a fauna genérica dos Exoprosopini do Novo Mundo encontra-se incluída na mais recente hipótese filogenética. Os resultados mostram que toda a fauna do Novo Mundo pertence a gêneros independentes e que a estratégia de revisão dos grupos mais especiosos dentro da tribo, como é o caso de *Exoprosopa s.l.*, permite resolver e robustecer as relações entre os gêneros de Exoprosopini.
- A revisão taxonômica dos *Exoprosopa* Neotropicais indicou a existência de seis novas espécies presentes no Brasil (com exceção da *sp. nov 4* que também tem distribuição conhecida em México), fato que foi confirmado através da análise cladística a qual mostrou que as séries tipo pertencem a espécies novas do *Gênero novo*.
- Tanto *Diatropomma* quanto *Hyperalonia*, são gêneros que compartilham o fato de se restringir a regiões geográficas específicas (leste da África e Sul-América respectivamente), e à presença de um importante número de autapomorfias. Ambas características podem ser entendidas como um sinal de que algum processo anagênico possa ter ocorrido nesses dois grupos. Fenômenos de anagênese tem sido comumente relatados em aves mas não em insetos, menos ainda para regiões geográficas não completamente isoladas, como por exemplo uma ilha. No entanto, os resultados obtidos aqui podem ser uma evidência de processos ecológicos comuns que fizeram com que esses dois gêneros tenham-se mantido em processos de transformação filética. Em qualquer caso, é preciso de análises mais detalhadas precisam-se de mais estudos que permitam confirmar o rechaçar essa hipótese.

## REFERÊNCIAS

- Becker, T. (1913). Genera Bombyliidarum. *Ezhegodnik Zoologicheskago Muzeya Imperatorskoi Akademii Nauk*, 17, 421–502.
- Bezzi, M. (1924). *The Bombyliidae of the Ethiopian Region based on material in the British museum (Natural History): Vol. viii*. British Museum of Natural History.
- Bowden, J. (1962). Studies in African Bombyliidae. V. A new genus of Exoprosopinae from East Africa. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 25(1), 116–120.
- 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. (1975). Studies in African Bombyliidae. X. Taxonomic problems relevant to a catalogue of Ethiopian Bombyliidae, with descriptions of new genera and species. *J. ent. Soc. sth. Afr*, 38(2), 305–320. [https://doi.org/10.10520/AJA00128789\\_3652](https://doi.org/10.10520/AJA00128789_3652)
- Bowden, J. (1980). Family Bombyliidae. Em R. Crosskey (Org.), *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region* (p. 381–430). British Museum of Natural History.
- Bremer, K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295–304.
- Couri, M. S., & Lamas, C. J. E. (1994). A New Species of *Hyperalonia rondani*, 1863 (Insecta, Diptera, Bombyliidae, Exoprosopinae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 107, 119–121. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/49020>
- Curran, C. H. (1930). New Diptera from North and Central America. *American Museum Novitates*, 415, 1–16.
- Dindo, M. L., & Grenier, S. (2023). Production of dipteran parasitoids. *Mass Production of Beneficial Organisms: Invertebrates and Entomopathogens*, 71–100. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822106-8.00003-8>
- 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.
- El-Hawagry, M. S. (2016). Review of the genus *Defilippia* Lioy (Bombyliidae, Diptera) from Egypt, with description of a new species, new combinations, and a neotype designation for *D. pharaonis* (Paramonov, 1928). Em *Zootaxa* (Vol. 4170, Número 1, p. 149–158). Magnolia Press. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4170.1.8>

- El-Hawagry, M. S., & Al Dhafer, H. M. (2019). The family Bombyliidae in the Kingdom of Saudi Arabia (Diptera: Brachycera: Asiloidea). *Zootaxa*, 4590(1), 59–94–59–94. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.4590.1.3>
- Emerson, B. C., & Patiño, J. (2018). Anagenesis, Cladogenesis, and Speciation on Islands. *Trends in Ecology and Evolution*, 33(7), 488–491. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.006>
- Evenhuis, N. L., & Greathead, D. J. (1999). *World catalog of bee flies (Diptera: Bombyliidae): Vol. xviii*. Backhuys Publishers.
- Evenhuis, N. L., & Greathead, D. J. (2015, julho). *World catalog of bee flies (Diptera: Bombyliidae)*. Revised. [<http://hbs.bishopmuseum.org/bombcat/>]
- Giribet, G. (2005). TNT: Tree Analysis Using New Technology. *Systematic Biology*, 54(1), 176–178. <https://doi.org/10.1080/10635150590905830>
- Goloboff, P. A. (1999). Analyzing Large Data Sets in Reasonable Times: Solutions for Composite Optima. *Cladistics*, 15(4), 415–428. <https://doi.org/10.1111/J.1096-0031.1999.TB00278.X>
- Goloboff, P. A., & Catalano, S. A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), 221–238. <https://doi.org/10.1111/CLA.12160>
- Goloboff, P. A., & Farris, J. S. (2001). Methods for Quick Consensus Estimation. *Cladistics*, 17(1), S26–S34. <https://doi.org/10.1111/J.1096-0031.2001.TB00102.X>
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774–786. <https://doi.org/10.1111/J.1096-0031.2008.00217.X>
- Greathead, D. J., & Evenhuis, N. L. (2001). Annotated keys to the genera of African Bombylioidea (Diptera: Bombyliidae; Mythicomyiidae). *African Invertebrates*, 42, 105–224.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics* (Traduzido por: D. Dwight Davis e R. Zangerl., Org.). University of Illinois Press.
- Hull, F. M. (1973). Bee flies of the world: the genera of the family Bombyliidae. *Bulletin of the United States National Museum*, 286, 1–687. <https://library.si.edu/digital-library/book/beefliesofworl2861973hull>
- Lambkin, C. L., & Yeates, D. K. (2003). Genes, morphology and agreement: congruence in Australian anthracine bee flies (Diptera: Bombyliidae: Anthracinae). *Invertebrate Systematics*, 17(2), 161–184. <https://doi.org/10.1071/IS02039>

- 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(6), 735–891. <https://doi.org/10.1071/IS03020>
- Li, X., Teasdale, L. C., Bayless, K. M., Ellis, A. G., Wiegmann, B. M., Lamas, C. J. E., Lambkin, C. L., Evenhuis, N. L., Nicholls, J. A., Hartley, D., Shin, S., Trautwein, M., Zwick, A., Lessard, B. D., & Yeates, D. K. (2021). Phylogenomics reveals accelerated late Cretaceous diversification of bee flies (Diptera: Bombyliidae). *Cladistics*, 37(3), 276–297. <https://doi.org/10.1111/cla.12436>
- Macquart, P. J. M. (1840). *Diptères exotiques nouveaux ou peu connus* (1re partie., Vol. 2). Roret, N.E.
- Macquart, P. J. M. (1846). *Diptères exotiques nouveaux ou peu connus* (N.E. Roret). Supplément.
- Maddison, W. P., & Maddison, D. R. (2023). *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.81*. <http://www.mesquiteproject.org>
- Márquez-Acero, Á. S., Lambkin, Ch., & Lamas, C. J. E. (2021). Cladistic analysis of *Ligyra sensu lato* (Diptera: Bombyliidae), with description of a new genus. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(3), 928–940. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlaa065>
- McAlpine, J. F. (1981). Morphology and terminology-adults. [Chapter 2. 9-63]. Em McAlpine J. F., B. V. Peterson, G. E. Shewell, H. J. Teskey, J. R. Vockeroth, & D. M. Wood (Orgs.), *Em: Manual of Nearctic Diptera: Vol. Volume 1* (p. 1–674). Agriculture Canada. Monograph.
- Nixon, K. C. (2002). *WinClada (BETA) Ver. 1.00.08*. Published by the author. [http://www.cladistics.com/about\\_winc.htm](http://www.cladistics.com/about_winc.htm)
- Painter, R. H. (1930). Notes on some Bombyliidae (Diptera) from the Republic of Honduras. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 23, 793–806.
- Painter, R. H., & Painter E. (1974). *Notes on, and redescriptions of, types of South American Bombyliidae (Diptera) in European and United States museums: Vol. 168: 1*. Res. Publ. Kansas State Univ. Expt. Sta.
- Painter, R. H., & Painter, E. M. (1968). A review of the genus *Hyperalonia* Rondani (Bombyliidae, Diptera) from South America. *Pap. Avulsos Zool.*, 22, 107–121.
- Painter, R. H., & Painter, E. M. (1969). New Exoprosopinae from Mexico and Central America (Diptera: Bombyliidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 42, 5–34.
- Rondani, C. (1863). *Diptera exotica revisa et annotata novis nonnullis descriptis*. . E. Soliani,



Modena.

Walker, F. (1857). Characters of undescribed Diptera in the collection of W. W. Saunders, Esq.,

F.R.S., &c. [part]. *Transaction of the Entomological Society of London, (n.s.), 4*, 119–158.

Wiedemann, C. R. W. (1828). *Aussereuropäische Zweiflügelige Insekten. Als Fortsetzung des*

*Meigenschen Werkes* (xxxii +). Erster Theil. Schulz, Hamm. .

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. K., Logan, D., & Lambkin, C. L. (1999). Life history of *Ligyra satyrus* (Diptera:

Bombyliidae). *Journal of the Australian Entomological Society, 38*, 300–304.

]