

Daniel Máximo Corrêa de Alcântara

Revisão taxonômica e filogenia do gênero
Noctiliostrebla Wenzel, 1966 (Diptera,
Streblidae)

Taxonomic revision and phylogeny of the
genus *Noctiliostrebla* Wenzel, 1966 (Diptera,
Streblidae)

São Paulo

2014

Daniel Máximo Corrêa de Alcântara

Revisão taxonômica e filogenia do gênero
Noctiliostrebla Wenzel, 1966 (Diptera,
Streblidae)

Taxonomic revision and phylogeny of the
genus *Noctiliostrebla* Wenzel, 1966 (Diptera,
Streblidae)

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

Orientador(a): Prof. Dr. Silvio Shigueo
Nihei

São Paulo

2014

Alcântara, Daniel Máximo Corrêa

Revisão taxonômica e filogenia do gênero
Noctiliostrebla Wenzel, 1966 (Diptera,
Streblidae)

156 páginas

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

1. Sistemática 2. Hippoboscoidea 3. relação
parasita-hospedeiro I. Universidade de São
Paulo. Instituto de Biotecnologia.
Departamento de Zoologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Silvio Shigueo Nihei

Orientador(a)

Resumo

Noctiliostrebla Wenzel, 1966 pertence a Streblidae, uma família de moscas parasitas exclusivas de morcegos, e compreende atualmente quatro espécies divididas em dois grupos, grupo A: *Noctiliostrebla dubia* (Rudow, 1871) e *N. traubi* Wenzel, 1966; e grupo B: *N. aitkeni* Wenzel, 1966 e *N. maai* Wenzel, 1966. O gênero está incluído dentro da subfamília Trichobiinae, junto com *Paradyschiria* Speiser, 1900, sugerido como seu grupo-irmão hipotético. Com uma classificação sistemática complicada e poucos estudos taxonômicos, *Noctiliostrebla* caracteriza-se como um grupo muito homogêneo e de difícil distinção entre suas espécies. Restrito ao continente americano, exibe um alto grau de especificidade em relação às duas únicas espécies de morcegos do gênero *Noctilio* Linnaeus, 1766, *N. albiventris* Desmarest, 1818 e *N. leporinus* (Linnaeus, 1758). Não existem trabalhos filogenéticos para *Noctiliostrebla*, sendo que, os únicos estudos envolvendo Streblidae foram feitos para propor uma hipótese de relacionamentos entre as famílias de Hippoboscoidea. O projeto tem como objetivos realizar a revisão taxonômica do gênero *Noctiliostrebla* e reconstruir uma hipótese de relacionamento entre as espécies do gênero, utilizando caracteres morfológicos e um conjunto de dados moleculares composto por três genes mitocondriais (12S, COI e cytB) e um gene nuclear (CAD). Dois métodos de análise foram empregados: análise de parcimônia, com pesagem igual dos caracteres, e análise de máxima verossimilhança. As análises foram realizadas com dados morfológicos e moleculares separados, enquanto os dados moleculares foram analisados com genes concatenados e separados em mitocondriais e nucleares. Como resultados, as quatro espécies já descritas foram consideradas válidas, sendo aqui redescritas, e outras seis novas espécies foram descritas. Do total de onze espécies, cinco são parasitas restritos de *N. albiventris* e seis de *N. leporinus*. As estruturas abdominais forneceram os únicos caracteres diagnósticos encontrados para separação entre as espécies. Tanto a análise morfológica como a molecular recuperaram *Noctiliostrebla* como monofilético e corroboraram a divisão do gênero em dois clados morfológicamente distintos. As análises com genes mitocondriais e nucleares foram incongruentes com relação a alguns clados, o que pode ser um indicativo de histórias filogenéticas diferentes. Os resultados obtidos para *Noctiliostrebla* apresentaram semelhanças com as hipóteses consideradas para os hospedeiros.

Abstract

Noctiliostrebla Wenzel 1966 belongs to Streblida, a family of batflies, and currently comprises four species divided into two groups, group A: *Noctiliostrebla dubia* (Rudow, 1871) and *N. traubi* Wenzel, 1966; Group B: *N. aitkeni*. Wenzel, 1966 and *N. maai* Wenzel, 1966. The genus is included within the Trichobiinae subfamily, along with *Paradyschiria* Speiser, 1900, suggested as your hypothetical sister group. With a complicated systematic classification and a few taxonomic studies, *Noctiliostrebla* is characterized as a very homogeneous group and difficult to distinguish between their species. Restricted to the American continent, exhibits a high degree of specificity with the only two bats species of the genus *Noctilio* Linnaeus, 1766, *N. albiventris* Desmarest, 1818 and *N. leporinus* (Linnaeus, 1758). There are no phylogenetic works with *Noctiliostrebla* and the only studies involving Streblidae were made to propose a relationship hypothesis among Hippoboscoidea families. The project aims to conduct a taxonomic revision of the *Noctiliostrebla* genus and to rebuild a relationship hypothesis among *Noctiliostrebla* species using morphological and molecular data set, with three mitochondrial genes (12S, COI and cytB) and one nuclear gene (CAD). Two analysis methods were used: parsimony with equal weighting of characters and likelihood. The analyses were performed using morphological and molecular data separate, while the molecular data were analyzed with concatenated genes and separated into mitochondrial and nuclear genes. As a result, the four described species were considered valid being here redescribed, and six new species have been described. Of all eleven species, five are restricted parasites of *N. albiventris* and six are restricted parasites of *N. leporinus*. The abdominal structures provided the only diagnostic characters found for separation of the species. Both morphological and molecular analysis recovered a monophyletic *Noctiliostrebla* and supported the division of the genus into two distinct clades. The analyses of mitochondrial and nuclear genes showed inconsistent clades, which may be indicative of different phylogenetic histories. The results obtained for *Noctiliostrebla* showed similarities with the assumptions for the hosts.

Introdução

Streblidae é uma família de moscas hematófagas, parasitos exclusivos de morcegos e que apresentam ampla diversificação morfológica (Wenzel *et al.* 1966; Graciolli & Carvalho, 2001). Está inserida dentro de Hippoboscoidea, apresenta 240 espécies descritas, 34 gêneros e cinco subfamílias, das quais três são exclusivas do Novo Mundo: Nycterophiliinae, Streblinae e Trichobiinae; e duas do Velho Mundo: Brachytarsininae e Ascodipterinae (Dick & Graciolli 2008). Apesar de ser cosmopolita e estar distribuída em todas as regiões biogeográficas, Streblidae apresenta um padrão distribuição em que nenhuma espécie, gênero ou mesmo subfamília ocorre tanto no Velho Mundo como no Novo Mundo (Dick & Patterson, 2006; Dittmar *et al.*, 2006; Petersen *et al.*, 2007).

Noctiliostrebla apresenta espécies de tamanho corporal pequeno, com asas reduzidas, espiráculos torácicos grandes e conspícuos, as suturas mediana e transversal do tórax unidas formando um “Y” invertido e o conectivo abdominal transversalmente enrugado (Wenzel *et al.*, 1966; Wenzel, 1976; Guerreiro, 1995; Graciolli & Carvalho, 2001). Inserido dentro de Trichobiinae, *Noctiliostrebla* foi agrupado por Wenzel *et al.* (1966), baseando-se em estruturas do abdômen e da cabeça, junto com *Paradyschiria* Speiser, 1900, *Trichobius* Gervais, 1844 (grupos *longipes* e *dugesii*), *Trichobioides* Wenzel, 1966, *Mastoptera* Wenzel, 1966, *Exastinion* Wenzel, 1966, *Aspidoptera* Coquillett, 1899, *Pseudostrebla* Costa Lima, 1921, *Stizostrebla* Jobling, 1939 e *Eldunnia* Curran, 1934. O gênero está restrito à Região Neotropical (Graciolli & Carvalho, 2001; Dick & Patterson 2006) e suas espécies apresentam registros para Argentina, Bolívia, Brasil, Cuba, Colômbia, Panamá, Peru, Suriname, Trinidad e Tobago, Venezuela (Guerrero, 1995; Graciolli & Carvalho, 2001) e Paraguai (Dick & Gettinger, 2005), sendo que, no Brasil, há registros para os estados de Minas Gerais, Pará e Paraná (Graciolli & Carvalho, 2001; Graciolli & Bernard, 2002; Moura *et al.*, 2003).

As espécies de *Noctiliostrebla* exibem um alto grau de especificidade em relação às espécies de morcegos do gênero *Noctilio* Linnaeus, 1766 (Guerrero, 1995; Graciolli & Carvalho, 2001; Moura *et al.*, 2003), apresentando, normalmente, altas taxas de prevalência em relação aos seus hospedeiros específicos (Moura *et al.*, 2003; Dick & Gettinger, 2005). Único gênero da família Noctilionidae, *Noctilio* possui

apenas duas espécies, *N. albiventris* Desmarest, 1818 e *N. leporinus* (Linnaeus, 1758), que ocorrem nos trópicos do Novo Mundo (Hood & Pitocchelli, 1983; Hood & Jones Jr, 1984; Reis *et al.*, 2007). São conhecidos por “bulldog bats”, em função da face semelhante à de um cachorro, e as duas espécies assemelham-se externamente em muitas características, exceto por *N. leporinus* ser maior que *N. albiventris* e possuir membros posteriores mais robustos, com pés e garras mais desenvolvidos (Hood & Pitocchelli, 1983; Hood & Jones Jr, 1984; Reis *et al.*, 2007). *Noctilio albiventris* é primariamente insetívora, forrageando sobre rios, riachos e pântanos, e habita florestas tropicais úmidas, formando abrigos, normalmente, próximos a corpos d’água, em troncos ocos de árvores e construções (Hood & Pitocchelli, 1983; Reis *et al.*, 2007). *Noctilio leporinus* é piscívora, e está associada à habitats de planícies tropicais, habitando troncos ocos de árvores próximos a corpos d’água e forrageando sobre lagos e riachos calmos, além de lagoas e baías ao longo do litoral (Hood & Jones Jr, 1984; Reis *et al.*, 2007). Ambas as espécies de morcegos apresentam padrões de atividades parecidos, com as maiores frequências após o pôr do sol e após a meia noite (Hood & Pitocchelli, 1983; Hood & Jones, 1984; Reis *et al.*, 2007).

Com poucos estudos direcionados ao gênero desde sua descrição original, *Noctiliostrebla* apresenta uma classificação sistemática complicada e que gera dúvidas quanto à identificação de suas espécies, como apontam Guerrero (1995) e Graciolli & Carvalho (2001). Referências feitas por Wenzel (*in* Wenzel *et al.*, 1966; Wenzel, 1976) a existência de espécies não descritas para Bolívia, Brasil e Cuba, deixam evidente que nenhuma solução satisfatória foi dada em suas revisões do gênero, pois não trataram a contento o complexo de espécies presente. Dessa forma, uma revisão das espécies, incluindo exame detalhado de todos os espécimes-tipos, faz-se necessária para resolver e entender a identidade das espécies de *Noctiliostrebla*.

Carecem estudos filogenéticos enfocando táxons de Streblidae. Dos poucos estudos filogenéticos com Streblidae, quase todos enfocaram as relações interfamiliares do grupo, ou seja, Streblidae no contexto de Hippoboscoidea (Nirmala *et al.*, 2001; Dittmar *et al.*, 2006; Petersen *et al.*, 2007). Todos esses trabalhos foram realizados com base unicamente em caracteres moleculares. O único estudo enfocando relações interespecíficas de um táxon de Streblidae e com base em caracteres morfológicos foi o recente trabalho de Graciolli & Carvalho (2012), os quais reconstruíram a filogenia

do grupo *phyllostomae* do gênero *Trichobius*. Dessa forma, o presente trabalho representará a segunda contribuição de um estudo filogenético interespecífico em Streblidae, e a primeira contribuição de um estudo filogenético em Streblidae conciliando caracteres moleculares e morfológicos.

Estudos filogenéticos com grupos supra-específicos de Streblidae podem ser relevantes não só para elucidar seu posicionamento sistemático e identidade taxonômica, mas também para analisar e discutir a especificidade da associação parasita-hospedeiro. *Noctiliostrebla* é um dos poucos táxons ectoparasitas exclusivos de *Noctilio* e apresenta um forte componente histórico associando-o aos seus hospedeiros (Moura *et al.*, 2003). Tendo em vista que o grau de especificidade é um resultado das associações históricas de parasitas com linhagens de hospedeiros (Dick & Patterson, 2007) e a co-especiação das moscas ectoparasitas com seus morcegos hospedeiros pode conduzir a filogenias paralelas entre ambos (Patterson *et al.*, 1998; Dick, 2006), o estudo dos parasitos também pode ser uma fonte de informações importantes para a compreensão dos próprios hospedeiros (Fritz, 1983).

Histórico

Em 1966, Wenzel erigiu o gênero *Noctiliostrebla* Wenzel (*in* Wenzel *et al.*, 1966) para abrigar duas espécies braquípteras de Streblidae descritas anteriormente para a família Hippoboscidae, *Lipoptena dubia* Rudow, 1871 e *Lepopteryx megastigma* Speiser, 1900, sendo a primeira designada como genótipo (Wenzel *et al.*, 1966). Ao descrever *L. dubia* em 1871, Rudow provavelmente baseou-se em uma série mista de quatro espécimes (Speiser, 1902), o que levou a uma sequência de interpretações diferentes por parte dos pesquisadores na identificação desta espécie, apesar de sua descrição referir-se a uma característica típica de *Noctiliostrebla*, como notado por Wenzel *et al.* (1966).

No trabalho de Wenzel *et al.* (1966), em seus primeiros estudos baseados somente em material proveniente do Panamá, os autores consideraram que havia uma única espécie, tratando *N. megastigma* e *N. dubia* como possivelmente sinônimas. Intrigados quanto à questão da relação parasito-hospedeiro, ainda no trabalho de 1966, os autores resolveram reexaminar o material do Panamá juntamente com material adicional de outras localidades. Com isso, neste segundo momento,

consideraram que seriam duas espécies ao invés de uma, para em seguida, num terceiro momento, concluírem que se tratava de um complexo de espécies intimamente relacionadas, cogitando a existência de sete a nove espécies (Wenzel *et al.*, 1966). Assim, consideraram *N. megastigma* e *N. dubia* como válidas.

O estudo de Wenzel *et al.* (1966) indicou que um número de espécies havia sido confundido com o nome *megastigma*, mas como não puderam examinar os sítipos de *N. megastigma*, não foram capazes de resolver o problema de identidade da espécie. Com isso, foram descritas para *Noctiliostrebla* três novas espécies: *N. aitkeni* Wenzel, 1966, *N. maai* Wenzel, 1966 e *N. traubi* Wenzel, 1966, além de *N. dubia* (Rudow, 1871) e *N. megastigma* (Speiser, 1900). As cinco espécies foram então divididas em dois grupos com base em suas semelhanças morfológicas: grupo A (*N. dubia*, *N. megastigma* e *N. traubi*) e grupo B (*N. aitkeni* e *N. maai*).

Em 1976, após conseguir examinar três dos cinco sítipos de *Lepopteryx megastigma*, Wenzel concluiu que esta deveria, de fato, tornar-se sinônima de *N. dubia* (Wenzel, 1976). A partir disso, o gênero *Noctiliostrebla* passou a compreender quatro espécies descritas, mas mantendo a divisão em dois grupos, grupo A (*N. dubia* e *N. traubi*) e grupo B (*N. aitkeni* e *N. maai*) (Wenzel, 1976).

Conclusões

Na revisão, as quatro espécies reconhecidas de *Noctiliostrebla* foram consideradas válidas e redescritas. Além disso, sete espécies novas foram descritas, ficando o gênero com um total de onze espécies, seis espécies parasitas de *Noctilio leporinus* Linnaeus, 1766: *Noctiliostrebla dubia* (Rudow, 1871), *N. traubi* Wenzel, 1966, *N. aitkeni* Wenzel, 1966, *Noctiliostrebla* sp. nov. 5, *Noctiliostrebla* sp. nov. 6 e *Noctiliostrebla* sp. nov. 7; e cinco espécies parasitas de *Noctilio albiventris* Desmarest, 1818: *N. maai* Wenzel, 1966, *Noctiliostrebla* sp. nov. 1, *Noctiliostrebla* sp. nov. 2, *Noctiliostrebla* sp. nov. 3 e *Noctiliostrebla* sp. nov. 4.

A análise de parcimônia com dados morfológicos incluiu todas as espécies reconhecidas no presente trabalho e recuperou *Noctiliostrebla* como um grupo monofilético. A divisão do gênero em dois clados principais corroborou Wenzel (em Wenzel *et al.*, 1966) que dividiu *Noctiliostrebla* em dois grupos de espécies (“grupo A” e “grupo B”). Por isso, no presente trabalho, foram utilizados os grupos propostos por Wenzel para a apresentação e discussão dos resultados. As espécies do “grupo B” foram divididas em dois clados, um com parasitos de *Noctilio leporinus* e outro com parasitos de *N. albiventris*. A ausência de caracteres agrupando *Noctiliostrebla maai* em um dos clados do “grupo B” resultou em uma tricotomia para o clado. As análises de parcimônia e verossimilhança com dados moleculares foram congruentes com a hipótese de relacionamento recuperada pela análise morfológica. Entretanto, incongruências bem suportadas em alguns dos relacionamentos obtidos pela análise separada dos genes mitocondriais e do gene nuclear levantaram argumentos quanto a possibilidade de genes com histórias filogenéticas diferente. As incongruências nas análises, somadas aos problemas na morfologia com possíveis características intermediárias e a correspondência observada entre parasitos e subespécies de *Noctilio*, apontaram para uma proximidade com a hipótese de ocorrência de hibridização entre as subespécies dos hospedeiros. Em função da amostragem de caracteres e de táxons realizada neste trabalho, a hipótese do grupo irmão não foi considerada, sendo deixada em aberto para futuras análises.

A revisão e a filogenia apresentadas aqui são um passo importante na compreensão da história de *Noctiliostrebla* e da própria família, além de contribuir para o entendimento de padrões envolvendo uma alta especificidade parasito-

hospedeiro. As variações morfológicas encontradas entre espécimes geograficamente distantes permitiram o estabelecimento das espécies aqui reconhecidas e não foram encontradas evidências concretas que inviabilizassem tal reconhecimento. Porém, não há dúvidas de que a corroboração de hibridização em *Noctiliostrebla*, como preconizadas para as subespécies de *Noctilio*, levaria a problemas taxonômicos nas espécies reconhecidas no presente trabalho. Com isso, análises com uma mais ampla amostragem geográfica e de dados (morfológicos e moleculares), bem como estudos sobre a ecologia dos parasitos nos abrigos dos hospedeiros, podem lançar uma luz sobre os problemas discutidos aqui.

Referências Bibliográficas

- Aguirre, L.F., Lens, L. & Matthysenb, E. (2003) Patterns of roost use by bats in a neotropical savanna: implications for conservation. *Biological Conservation*, 111, 435–443.
- Autino, A.G. & Claps, G.E. (2000) Catalogue of the ectoparasitic insects of the bats of Argentina. *Insecta Mundi*, 14(4), 193-209.
- Autino, A.G., Clapis, G. L., Sánchez, M.S. & Barquez, R. M. (2009) New records of bat ectoparasites (Diptera, Hemiptera and Siphonaptera) from northern Argentina. *Neotropical Entomology*, 38, 165–177.
- Bequaert, J.C. (1942) The Diptera Pupipara of Venezuela. *Boletim de Entomologia de Venezuela*, 1, 79-88.
- Bernard, E. & Fenton, M. B. (2003) Bat Mobility and Roosts in a Fragmented Landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica*, 35(2), 262-277.
- Bikandi, J., San Millan, R., Rementeria, A. & Garaizar, J. (2004) In silico analysis of complete bacterial genomes: PCR, AFLP-PCR, and endonuclease restriction. *Bioinformatics*, 20, 798–799.
- Bordignon, M.O. & França, A.O. (2004) Variações na coloração da pelagem do morcego-pescador, *Noctilio leporinus* (L., 1758) (Mammalia, Chiroptera). *Revista Brasileira de Zoociências*, 6(2), 181-189.
- Bremer, K. (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295-304.
- Brower, A.V.Z., DeSalle, R. & Vogler, A. (1996) Gene trees, species trees, and systematics: A Cladistic Perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 423–50.

- Clare, E.L., Lim, B.K., Engstrom, M.D., Eger, J.L., & Hebert, P.D.N. (2007) DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana. *Molecular Ecology Notes*, 7, 184–190.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R & Posada, D. (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8), 772.
- Davis, W.B. (1973) Geographic variation in the fishing bat, *Noctilio leporinus*. *Journal of Mammalogy*, 54, 862–874.
- Davis, W.B. (1976) Geographic variation in the lesser *Noctilio*, *Noctilio albiventris* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 57, 687–707.
- De Queiroz, A. (1993) For consensus (sometimes). *Systematic Biology*, 42, 368–372.
- Dick, C. W. & Dick, S.C. (2006) Effects of prior infestation on host choice of bat flies (Diptera: Streblidae). *Ecological Entomology*, 43, 433–436.
- Dick, C. W. (2006) The streblid bat flies (Diptera: Streblidae) of Guatemala. In: Cano, E. (Ed.). *Biodiversidad de Guatemala*. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala, 1, 674pp. 441-452.
- Dick, C.W. & Gettinger, D. (2005) A faunal survey of streblid flies (Diptera: Streblidae) associated with bats in Paraguay. *Journal of Parasitology*, 91(5), 1015-1024.
- Dick, C.W. & Graciolli, G. (2008) Checklist of World Streblidae (Diptera: Hippoboscoidea). Disponível em: http://fm1.fieldmuseum.org/aa/Files/cdick/Streblidae_Checklist_18sep08.pdf. [Acesso em 15 de abril de 2014].
- Dick, C.W. & J. A., Miller (2010) Streblidae. In *Manual of Central American Diptera*, Brown, B.V, Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M., Woodley, N.E., & Zumbado, M. (Eds.), 2, pp.1249–1260.

- Dick, C.W. & Miller, J.A. (2010) "Streblidae," *In* Brown, B.V., Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M., Woodley, N.E. & Zumbado, M. (Eds.), *Manual of Central American Diptera*. National Research Council Press, Ottawa, Canada, 2pp. 1249–1260.
- Dick, C.W. & Patterson, B.D. (2006) Bat flies: Obligate ectoparasites of bats. In: Morand, S., B., Krasnov & R., Poulin (Eds.), *Micromammals and Macroparasites: from Evolutionary Ecology to Management*. Springer-Verlag, 647pp, 179-194.
- Dick, C.W. & Patterson, B.D. (2007) Against all odds: Explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *International Journal for Parasitology*, 37(8-9), 871-876.
- Dick, C.W. (2013) Review of the Bat Flies of Honduras, Central America (Diptera: Streblidae). *Journal of Parasitology Research*, 2013, Article ID 437696, 17 pp. <http://dx.doi.org/10.1155/2013/437696>.
- Dittmar de la Cruz, K. & Whiting, M.F. (2003) Genetic and phylogeographic structure of populations of *Pulex simulans* (Siphonaptera) in Peru inferred from two genes (CytB and CoII). *Parasitology Research*, 91(1), 55–59.
- Dittmar, K., Porter, M.L., Murray, S. & Whiting, M.F. (2006) Molecular phylogenetic analysis of nycteribiid and streblid flies (Diptera: Brachycera, Calypttratae): implications for host associations and Phylogeographic origins. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(1), 155–170.
- Evenhuis, N. L. (2011) Abbreviations for Insect and Spider Collections of the World. Disponível em <http://hbs.bishopmuseum.org/codens/codens-inst.html>. Acessado em 23 de janeiro de 2014.

- Ewing, B. & Green, P. (1998) Base-calling of automated sequencer traces using Phred II. Error probabilities. *Genome Research*, 8, 186–194.
- Ewing, B., Hillier, L., Wendl, M.C. & Green, P. (1998) Base-calling of automated sequencer traces using Phred I. Accuracy assessment. *Genome Research*, 8, 175–185.
- Felsenstein, J. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783–791.
- Fenton, M.B., Audet, D.C., Dunning, D.C., Long, D., Merriman, T.C.B., Pearl, D.M., Syme, B., Adkins, S. P. & Wohlgenant, T. (1993) Activity Patterns and Roost Selection by *Noctilio albiventris* (Chiroptera: Noctilionidae) in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 74(3), 607-613.
- Forey, P.L., Kitching, I.J. (2000) Experiments in coding multistate characters. In: Scotland, R. & Pennington, T. (Eds.). *Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis*. Systematic Association Special Volume, 58, 58-80.
- Frankham, R., Lees, K., Montgomery, M.E., England, P.R., Lowe, E.H. & Briscoe, D.A. (1999) Do population size bottlenecks reduce evolutionary potential? *Animal Conservation*, 2, 255–260.
- Fritz, G.N. (1983) Biology and ecology of the bat flies (Diptera: Streblidae) on bats of the genus *Carollia*. *Journal of Medical Entomology*, 20(1), 1-10.
- Goloboff, P., (1999) Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics* 15, 415–428.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S. & Nixon, K.C. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.

- Goodwin, G.G. & A.M., Greenhall (1961) A review of the bats of Trinidad and Tobago. Descriptions, rabies infection and ecology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 122, 187-302.
- Gordon, D., Abajian, C. & Green, P. (1998) Consed: a graphical tool for sequence finishing. *Genome Research*, 8, 195–202.
- Gordon, D., Desmarais, C., Green, P. (2001) Automated finishing with autofinish. *Genome Research*, 11, 614–625.
- Graciolli, G. & Bernard, E. (2002) Novos registros de moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae e Nycterbiidae) em morcegos (Mammalia, Chiroptera) do Amazonas e Pará, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(1), 77-86.
- Graciolli, G. & C.J.B. de Carvalho. (2001) Moscas ectoparasitas (Diptera, Hippoboscoidea) de morcegos (Mammalia, Chiroptera) do Estado do Paraná. II. Streblidae. Chave pictórica para gêneros e espécies. *Revista Brasileira de Zoologia*, 18(3), 907-960.
- Graciolli, G. & Carvalho, C.J.B. (2012) Do fly parasites of bats and their hosts coevolve? Speciation in *Trichobius phyllostomae* group (Diptera, Streblidae) and their hosts (Chiroptera, Phyllostomidae) suggests that they do not. *Revista Brasileira de Entomologia*, 56(4), 436–450.
- Graciolli, G. & Dick, C.W. (2004) A new species of *Metelasmus* (Diptera: Streblidae: Streblinae) from southern South America. *Zootaxa*, 509:1-8.
- Guerrero, R. (1995) Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murcielagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. V. Trichobiinae con alas reducidas o ausentes y miscelaneos. *Boletín de Entomología Venezolana. Nueva Serie*, 10(2), 135-160.

- Guerrero, R. (1998) Notes on Neotropical batflies (Diptera, Streblidae). II. Review of the genus *Xenotrichobius*. *Acta Parasitologica*, 43(3), 142-147.
- Hall, T.A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95-98.
- Hawkins, J.A., Hughes, C.E. & Scotland, R.W. (1997) Primary Homology Assessment, Characters and Character States. *Cladistics*, 13, 275-283.
- Hillis, D.M. & Dixon, M.T. (1991) Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. *The quarterly review of biology*, 66 (4), 411-453.
- Hofstede, H.M., Fenton, M.B., & Whitaker Jr, J.O. (2004) Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology*, 82(4), 616-626.
- Hood, C.S. & Jones Jr., J.K. (1984) *Noctilio leporinus*. Mammalian Species. *New York*, 21, 1-7.
- Hood, C.S. & Pitocchelli, J. (1883) *Noctilio albiventris*. Mammalian Species. *New York*, 197, 1-5.
- Jobling, B. (1929) A comparative study of the structure of the head and mouthparts in the Streblidae. *Parasitology*, 21, 417-445.
- Jobling, B. (1936) A revision of the subfamilies of the Streblidae and the genera of the subfamily Streblinae including a redescription of *Metelasmus pseudopterus* Coquillett and a description of two new species from Africa. *Parasitology*, 28, 355-380.
- Jobling, B. (1949) A revision of the species of the genus *Aspidoptera* Coquillett, with some notes on the larva and puparium of *A. clovisi*, and a new synonym. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 18, 135-144.

- Jobling, B. (1951) A record of the Streblidae from the Philippines and other Pacific islands, including morphology of the abdomen, host-parasite relationship and geographical distribution, and with descriptions of five new species. *Transactions of the Entomological Society of London*, 102, 211- 246.
- Khan, F.A.A., Phillips, C.D. & Baker, R.J. (2014) Timeframes of Speciation, Reticulation, and Hybridization in the Bulldog Bat Explained Through Phylogenetic Analyses of All Genetic Transmission Elements. *Systematic Biology*, 63(1), 96–110.
- Lanyon, S.M. (1988) The stochastic mode of molecular evolution: what consequences for systematic investigations? *The Auk*, 105, 565-573.
- Lehner, B., Verdin, K. & Jarvis, A. (2006) Hydro Sheds Technical Documentation. *World Wildlife Fund US*, Washington, DC.
- Lewis-Oritt, N., Van Den Bussche, R.A. & Baker, R.J. (2001) Molecular evidence for evolution of piscivory in *Noctilio* (Chiroptera: Noctilionidae). *Journal of Mammalogy*. 82(3), 748–759.
- Misawa, K.K., Kuma, K. & Miyata, T. (2002) MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 33, 511–518.
- Moore, W.S. (1995) Inferring Phylogenies from mtDNA Variation: Mitochondrial-Gene Trees Versus Nuclear-Gene Trees. *Evolution*, 49(4), 718-726.
- Moulton, J.K. & Wiegmann, B.M. (2004) Evolution and phylogenetic utility of CAD (rudimentary) among Mesozoic-aged Eremoneuran Diptera (Insecta). *Molecular phylogenetics and evolution*, 31, 363–378.
- Moura, M.O., Bordignon, M.O. & Gracioli, G. (2003) Host characteristics do not affect community structure of ectoparasites on the fishing bat *Noctilio leporinus*

- (L., 1758) (Mammalia: Chiroptera). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98(6), 811-815.
- Nirmala, X., Hypsa, V. & Zurovec, M. (2001) Molecular phylogeny of Calyptratae (Diptera: Brachycera): the evolution of 18S and 16S ribosomal rDNAs in higher dipterans and their use in phylogenetic inference. *Insect Molecular Biology*, 10(5), 475-485.
- Nixon, K. (1999) The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics*, 15, 407–414.
- Nixon, K. (2002) WinClada, *Version 1.00.08. Published by the Author, Ithaca, NY*.
- Patterson, B.D., Ballard, W.O. & Wenzel, R.L. (1998) Distributional evidence for cospeciation between neotropical bats and their bat fly ectoparasites. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 33(2), 76-84.
- Pavan, A.C., Martins F.M. & Morgante, M.S. (2013) Evolutionary history of bulldog bats (genus *Noctilio*): recent diversification and the role of the Caribbean in Neotropical biogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108 (1), 210–224.
- Petersen, F.T., Méier, R., Kutty, S.N. & Wiegmann, B.M. (2007) The phylogeny and evolution of host choice in the Hippoboscoidea (Diptera) as reconstructed using four molecular markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(1), 111-122.
- Pinto-da-Rocha, R., Bragagnolo, C., Marques, F.P.L. & Junior-Antunes, M. (2013) Phylogeny of harvestmen family Gonyleptidae inferred from a multilocus approach (Arachnida: Opiliones). *Cladistics*, 1–21.
- Presley, S.J. & Willig, M.R. (2008) Intraspecific patterns of ectoparasite abundances on Paraguayan bats: effects of host sex and body size. *Journal of Tropical Ecology*, 24(1), 75 – 83.

- Presley, S.J. (2007) Streblid bat fly assemblage structure on Paraguayan *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae): nestedness and species co-occurrence. *Journal of Tropical Ecology*, 23,409–417.
- Presley, S.J. (2011) Interspecific aggregation of ectoparasites on bats: importance of hosts as habitats supersedes interspecific interactions. *Oikos*, 120, 832–841.
- Presley, S.J. (2012) Sex-based population structure of ectoparasites from Neotropical bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1-13.
- Prevedello, J.A, Graciolli, G. & Carvalho, C.J.B. (2005) A fauna de dípteros (Streblidae e Nycteribiidae) ectoparasitos de morcegos (Chiroptera) do estado do Paraná, Brasil: composição, distribuição e áreas prioritárias para novos estudos. *Biociências* (Porto Alegre), 13(2), 193-209.
- Prevosti, F.J. & Chemisquy, M.A. (2009) The impact of missing data on real morphological phylogenies: influence of the number and distribution of missing entries. *Cladistics* 25, 1–14.
- Reis, N.R., Veduatto, P.M.M. & Bordignon, M.O. (2007) Família Noctilionidae, *In*: Reis, N. dos; Peracchi, A.L., Pedro, W. A. & Lima, I.P. (Eds). *Morcegos do Brasil*. Londrina, Universidade Estadual de Londrina, Londrina. 253 pp., 133-136.
- Rudow, F. (1871) Einige Pupiparen auf Chiropteren schmarotzend. *Zeitschrift für die Gesamten Naturwissenschaften*.
- Schad, J., Dechmann, D.K.N., Voigt, C.C. & Sommer, S. (2012) Evidence for the ‘Good Genes’ Model: Association of MHC Class II DRB Alleles with Ectoparasitism and Reproductive State in the Neotropical Lesser Bulldog Bat, *Noctilio albiventris*. *Plos one*, 7(5), 1-11.

- Speiser, P.G.E. (1900a) Ueber die Strebliden, Fledermausparasiten aus der Gruppe der pupiparen Dipteren. *Archiv für Naturgeschichte*, 66 (1), 31-70.
- Speiser, P.G.E. (1900b) Ueber die Art der Fort pflanzung bei den Strebliden, nebst synonymischen Bemerkungen. *Zoologischer Anzeiger*, 23: 153-154.
- Speiser, P.G.E. (1902) Studien über Diptera Pupipara. *Zeitschrift für systematische hymenopterologie und dipterologie*, 2, 145-180.
- Speiser, P.G.E. (1908) Die geographische Verbreitung der Diptera Pupipara und ihre Phylogenie. *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie*, 4, 241-447.
- Sukumaran, J. & Holder, M.T. (2010) DendroPy: A Python library for phylogenetic computing. *Bioinformatics*, 26, 1569-1571.
- Tamura, K, Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. & Kumar, S. (2012) MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30(12), 2725–2729.
- Tello, J.S., Richard, D.S. & Dick, C.W. (2008) Patterns of species co-occurrence and density compensation: a test for interspecific competition in bat ectoparasite infracommunities. *Oikos*, 117, 693-702.
- Vaidya, G, Lohman, D.J. & Meier, R. (2010) SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics*, 27, 171–180.
- Wenzel, R. L. (1970) Family streblidae. In: *A Catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States*, Papavero, N. (Ed.), Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil, 100 pp.
- Wenzel, R.L. & Peterson, B.V. (1987) Streblidae. In: McAlpine, J.F., Peterson B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, JR. & D.M., Wood (Eds). *Manual of*

- Neartic Diptera*. Ottawa, Minister of Supply and Services, Monograph 28 (2), 1332pp, 1293-1301.
- Wenzel, R.L. (1976) The streblid bat flies of Venezuela. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 20(4), 177p.
- Wenzel, R.L., Tipton, V.J. & Kiewlicz, A. (1966) The streblid bat flies of Panama (Diptera: Calyptrate: Streblidae). In: Wenzel, R.L. & Tipton, V.J. (Eds.). *Ectoparasites of Panama*. Chicago, Field Museum of Natural History, 861p.p, 405–675.
- Wiegmann, B.M., Mitter, C., Regier, J.C., Friedlander, T.P., Wagner, D.M. & Nielsen, E.S. (2000) Nuclear Genes Resolve Mesozoic-Aged Divergences in the Insect Order Lepidoptera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15(2), 242–259.
- Wiens, J., (1998) Combining Datasets with diferent phylogenetic histories. *Systematic Biology*, 47, 568–581.
- Wiens, J.J. (2003) Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy : is there a missing data problem? *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2), 297–310.
- Wiens, J.J., & Reeder, T.W. (1997) Phylogeny of the spiny lizards (Sceloporus) based on molecular and morphological evidence. *Mon Valley Herpetological Society*, 11, 1–101.
- Zeve, V.H. & Howell, D.E. (1963a) The comparative external morphology of *Trichobius coryiiorhini*, *T. major* and *T. sphaeronotus*. II. The thorax. *Annals of the Entomological Society of America*, 56, 2-17.

Zeve, V.H. & Howell, D.E. (1963b) The comparative external morphology of *Trichobius corynorhini*, *T. major* and *T. sphaeronotus*. III. The abdomen. *Annals of the Entomological Society of America*, 56, 127-138.

Zwickl, D.J., (2006) Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. PhD thesis, *University of Texas at Austin*.